



S-ES-M

HARVARD UNIVERSITY



LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology







LIBRARY  
MUSE. COM. ZOOLOGY  
CAMBRIDGE MASS.

U

07331003173  
07036088100201  
0571613

VERÖFFENTLICHUNGEN <sup>55-67</sup>  
der  
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG  
MÜNCHEN

Herausgegeben von

DR. WALTER FORSTER  
und  
PROF. DR. WALTER HELLMICH

Schriftleitung:  
DR. FRITZ TEROFAL

Band 11  
1966 — 1968

---

Im Selbstverlag der Zoologischen Staatssammlung



## INHALT:

H e m m e r, Helmut: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen ( <i>Pantherinae</i> ). Teil I. . . . .	1
H a f f e r, Jürgen: On Birds from the Northern Chocó Region, NW-Colombia. . . . .	123
C l a r k, Ailsa M.: Crinoids of the Zoological Collection of the Bavarian State. . . . .	151
T i t s c h a c k, Erich: Untersuchungen über die europäischen Vertreter der <i>Taeniothrips-atratus</i> -Gruppe ( <i>Thysanoptera</i> , <i>Thripidae</i> ). . . . .	175

S-ES-M9667

S-ES-M [Hemmer] 966.7

MUS. COMP. ZOOLOG.  
LIBRARY

MAY 17 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

**VERÖFFENTLICHUNGEN**  
der  
**ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG**  
**MÜNCHEN**

**Untersuchungen**  
**zur Stammesgeschichte**  
**der**  
**Pantherkatzen (Pantherinae)**

**Teil I**

von

**Helmut Hemmer**

(Mit 24 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 1—121	München, 15. Dez. 1966
------------------------------------	---------	----------	------------------------







# **Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae)**

**Teil I**

von

**Helmut Hemmer**

(Mit 24 Tafeln)

<b>Veröff. Zool. Staatssamml. München</b>	<b>Band 11</b>	<b>S. 1—121</b>	<b>München, 15. Dez. 1966</b>
---	----------------	-----------------	-------------------------------

S-ES-M [unich]

MUS. COMP. ZOOL.  
LIBRARY -

MAY 17 1967

HARVARD  
UNIVERSITY.

## Inhaltsübersicht

Ziel der Arbeit . . . . .	5
Material und Methode . . . . .	6
A. I. Teil: Die Stellung der <i>Pantherinae</i> im Felidensystem . . . . .	8
II. Teil: Bestimmungsschlüssel für Schädel und Unterkiefer der rezenten <i>Pantherinae</i> . . . . .	20
III. Teil: Bestimmungsschlüssel der Zähne der rezenten <i>Pantherinae</i> . . . .	23
B. Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den rezenten Arten und ihr phylo- genetischer Zusammenhang nach vergleichender Betrachtung der Arten . .	27
1. Vergleich morphologischer und anatomischer Merkmale . . . . .	27
a) Die Fellzeichnung . . . . .	27
b) Die Stirnzeichnung . . . . .	33
c) Die Fellfärbung . . . . .	36
d) Der „Mähnenwirbel“ . . . . .	40
e) Mähnenbildungen . . . . .	42
f) Der Schwanzstachel . . . . .	44
g) Die Pupillengestalt . . . . .	45
h) Äußerer Körperbau . . . . .	46
i) Schädel und Gebiß . . . . .	48
k) Hyoidbau . . . . .	51
l) Zungenbau . . . . .	52
2. Vergleich physiologischer Merkmale . . . . .	53
a) Zahndurchbruch und -wechsel . . . . .	53
b) Der Harnstoffwechsel . . . . .	55
c) Fettverteilung in den Nephronen . . . . .	56
d) Serumeiweißbild . . . . .	57
e) Sinnesleistungen . . . . .	57
3. Vergleich von Verhaltensmerkmalen . . . . .	59
a) Stimme . . . . .	59
b) Flehmen . . . . .	79
c) Markierungsharnen . . . . .	82
d) Geselligkeit . . . . .	83
e) Paarungsverhalten . . . . .	87
f) „Artcharakter“ . . . . .	90
g) Aktivität . . . . .	91
h) Anschneiden der Beutetiere . . . . .	93
4. Genetischer Vergleich an Hand zwischenartlicher Bastarde . . . . .	95
a) Pantherkatzenbastarde . . . . .	95
b) Vererbung von Fellfärbung und -zeichnung . . . . .	103
5. Ergebnis von 1.—4.: Verwandtschaftsverhältnisse und phylogenetischer Zu- sammenhang . . . . .	108
Literaturübersicht . . . . .	111



## Ziel der Arbeit:

Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Felidenunterfamilie *Pantherinae* beizutragen und aus dem Vergleich der rezenten Arten ihren phylogenetischen Zusammenhang zu erschließen.

Mit der Feinsystematik der rezenten Vertreter dieser Gruppe haben sich bisher bereits verschiedene Autoren befaßt (besonders Haltenorth, 1936/37; Leyhausen, 1950; Weigel, 1961), ohne allerdings zu befriedigenden Ergebnissen zu gelangen. Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß in jedem Fall entweder nur ein einziger Merkmalskomplex verwertet wurde, wie bei Haltenorth (1937) der Schädel und bei Weigel (1961) die Fellzeichnung, oder aber nur ein Teil der Arten gründlich betrachtet wurde, wie bei Leyhausen (1950), der, ausgehend von der Beobachtung von Löwen-Tiger-Bastarden, besonderen Wert auf Herausarbeitung von Unterschieden zwischen Löwe und Tiger legt und dabei Leopard und Jaguar viel weniger ausführlich studiert, wie auch den Irbis als fünfte Art der Gruppe im Hinblick auf die von ihm stark betonten Verhaltensmerkmale gänzlich außer acht läßt.

Aus diesem Grund schien es geboten, die Frage um die systematische Stellung der einzelnen Arten neu aufzugreifen und durch Vermeiden der Schwächen bisheriger Versuche einer Klärung zuzuführen. Es ergab sich daraus die Aufgabe,

1. im Sinne der „Neuen Systematik“ soviel Merkmale wie nur möglich heranzuziehen,
2. sämtliche in Frage kommenden Arten in gleich umfassender Weise zu behandeln, und
3. bisherige Arbeiten, die zu untereinander abweichenden Anschauungen führten, bei der Besprechung der von ihnen behandelten Merkmale kritisch zu überprüfen.

Dabei wurden neue, eigene Untersuchungen gezielt stets dort angesetzt, wo sich in der Literatur Widersprüche zeigten, die Ergebnisse zweifelhaft erschienen oder noch überhaupt keine Untersuchungen vorlagen, während in nicht-strittigen Punkten eine kritische Auswertung von meist nicht aus systematischer Fragestellung hervorgehenden Literaturergebnissen vorgenommen wurde. Es war dabei verständlicherweise nicht zu umgehen, eigene Untersuchungen und Literaturergebnisse innig miteinander zu verarbeiten.

Die Arbeit mußte dabei in zwei Teile gegliedert werden, von denen der erste sich mit der Fragestellung befaßt, welche Arten überhaupt zu den *Pantherinae* zu zählen sind, während der zweite als Hauptteil den Vergleich dieser Arten untereinander vornimmt, wobei in morphologische, physiologische und Verhaltensmerkmale aufgeteilt werden kann, sowie im Anschluß daran in eine Übersicht über die Genetik der bekannten Artbastarde, mit der Fragestellung nach eventueller Auswertbarkeit für die Systematik. Aus praktischen Gründen wurden im Anschluß an den ersten

Teil Bestimmungstabellen für die Zähne und Schädel der behandelten Arten gegeben, um die Grundlage für die spätere Eingliederung fossiler Reste und ihre Bestimmung zu legen und eine möglichst große Vollständigkeit der vergleichend verwertbaren Angaben für die *Pantherinae* zu gewährleisten.

Im Anschluß an diese Arbeit sollen in später folgenden Teilen eine Gesamtrevision der rezenten Unterarten und die Untersuchung der fossilen Reste vorgenommen werden, als Voraussetzung, um die Entwicklung der *Pantherinae* in Zeit und Raum verfolgen und ihre gesamte Stammesgeschichte rekonstruieren zu können.

### Material und Methode:

Die morphologischen Untersuchungen wurden an Fellen und Schädeln der behandelten Arten sowie an lebenden Tieren in Zoologischen Gärten durchgeführt. In der Hauptsache wurde das Material der Museen in Amsterdam, Bonn, Darmstadt, Frankfurt/M., Leiden, Mainz, München, Stuttgart, Wien und Wiesbaden untersucht.

Die Ergebnisse wurden dabei protokollarisch und z. T. auch fotografisch festgehalten. Im einzelnen kamen zur Untersuchung (eine Aufgliederung nach Unterarten wird später im zweiten Teil zu geben sein):

	Löwe	Tiger	Leopard	Jaguar	Irbis	Löwen-Tiger- Bastarde und Rückkreuz.
Felle und montierte Exemplare						
Adult	63	52	87	31	27	5
Juv. et pull.	24	12	14	2	1	2
Schädel						
Adult	138	150	196	42	16	4
Juv. et pull.	22	13	21	11	2	2
zusammen 321 Felle und 619 Schädel.						

Zum Studium des Verhaltens wurden sämtliche behandelten Arten in zoologischen Gärten beobachtet, und zwar hauptsächlich in den Zoos Amsterdam, Arnhem, Frankfurt/M., Krefeld, München und Rotterdam. Daneben wurden Gelegenheitsbeobachtungen in den Zoos Basel, Karlsruhe, Paris (Bois de Vincennes und Jardin des Plantes) und Stuttgart, sowie in mehreren kleineren Menagerien und Zirkusunternehmen ausgeführt.

Die Beobachtungen fanden zu den verschiedensten Jahreszeiten statt; im Zoo Frankfurt/M. wurde in ziemlich regelmäßigen Abständen (4—5 Wochen) über annähernd zwei Jahre das Verhalten der Tiere kontrolliert. Die protokollierte Beobachtungsdauer beträgt zusammen etwa 250 Stunden.

Die für die Fragestellung wichtigen Beobachtungen wurden protokollarisch und mit etwa 300 fotografischen Aufnahmen belegt. Stimmäußerungen wurden z. T. auf Tonband aufgenommen. Im Gesamten kamen zur Beobachtung:

	Löwe	Tiger	Leopard	Jaguar	Irbis	Löwen-Tiger- Bastarde
Adulte Tiere	52	28	22	8	7	3
Juvenile Tiere	5	8	3	4	—	—

Daneben wurden laufend alle erreichbaren anderen Felidenarten und einige Viverriden zu Vergleichszwecken in verschieden intensivem Maße mitbeobachtet.

Für die Möglichkeit, diese Untersuchungen und Beobachtungen in ihren Museen und Zoologischen Gärten durchzuführen und die dabei erhaltene Unterstützung habe ich den Leitern und Hilfskräften dieser Institutionen meinen besten Dank auszusprechen; im besonderen folgenden Damen und Herren:

Herrn Dr. Bauer (Wien), Herrn Dr. van Bommel (Rotterdam), Herrn Dr. van Bree (Amsterdam), Herrn Prof. Dr. Brünning (Mainz), Herrn Dr. Encke (Krefeld), Herrn Dr. Felten (Frankfurt/M.), Herrn Dr. Fill (Wiesbaden), Herrn Prof. Dr. Grzimek (Frankfurt/M.), Herrn Dr. Haltenorth (München), Herrn Direktor Heck (München), Herrn Dr. van Hooff (Arnhem), Herrn Dr. Husson (Leiden), Herrn Dr. Jacobi (Amsterdam), Herrn Dr. Kleinschmidt (Stuttgart), Herrn Prof. Dr. von Koenigswald (Utrecht), Herrn Prof. Dr. von Lehmann (Bonn), Herrn Dr. Pfiffel (Wien), Herrn Dr. Scheer (Darmstadt), Herrn Prof. Dr. Tobien (Mainz), Herrn Dr. Weißmantel (Mainz), und Frl. Dr. Weigel (München).

Daneben gilt mein Dank für Überlassung von Fotografien, für Auskünfte oder andere Unterstützung dieser Art folgenden Herren: Herrn Dr. Berg (Mainz), Herrn Dr. Blonk (Geldermalsen), Herrn H. Doi (Koshien/Japan), Herrn Dipl.-Biol. Dr. Mazák (Prag) und Herrn Dr. Morris (London).

Ganz besonders danke ich aber meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Mislin, für die zur Verfügung-Stellung eines Arbeitsplatzes im Institut für physiologische Zoologie der Universität Mainz und für die stete Förderung meiner Arbeit.

## A

## I. Teil: DIE STELLUNG DER PANTHERINAE IM FELIDENSYSTEM

Schon frühzeitig wurde in der Felidenforschung erkannt, daß die großen Katzenarten nicht nur ihrer Größe nach eine Sonderstellung innerhalb der Familie der Feliden einnehmen. Bereits die älteren Autoren bringen verschiedentlich die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar in engeren Zusammenhang, so Blainville (1839—1864) nach dem Skelett, stellen sie den anderen Arten aber noch nicht direkt gegenüber.

Ohne nähere Begründung gibt Severtzow (1858) ein Felidensystem, das später nochmals von J. A. Allen (1919) besprochen und erläutert wird. Darin werden die Großkatzen auf zwei Gattungen verteilt, von den anderen Felidengattungen getrennt, und zwar als *Tigris* für Löwe und Tiger sowie *Panthera* für Jaguar, Leopard, Irbis und Puma.

Gray (1867a) trennt schon richtigerweise den Geparden von allen anderen Feliden als eigenständig ab und unterteilt die restlichen Arten nach der Form der Pupille, die mit der Orbitagröße korreliert sein soll, in die beiden Abteilungen der — nach der Pupillenform und ihrer vermuteten Funktion — „Diurnal Cats“ und „Nocturnal Cats“. Zu der ersten Gruppe, die sich durch Rundpupille auszeichnen soll, stellt er Irbis (*Uncia uncia*), Löwe (*Panthera leo*), Tiger (*P. tigris*), Leopard (*P. pardus*), Jaguar (*P. onca*), Goldkatze (*Profelis aurata*), Puma (*Puma concolor*) und Nebelparder (*Neofelis nebulosa*).

Eingehende systematische Bearbeitung erfährt diese Gruppe aber erst durch Pocock. Dieser stellt fest (1916a), daß die Arten Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar und Irbis sich gegenüber allen anderen Feliden durch ihren Hyoidbau auszeichnen, indem bei ihnen das Epihyale, das bei den anderen Feliden ein festes Knochenstäbchen ist, nur zum Teil verknöchert und dafür durch ein elastisches Ligament an dieser Stelle ersetzt ist. Im Zusammenhang damit greift er die Feststellung Owens (1835) auf, daß mit dieser Kehlkopfstruktur die Möglichkeit des Brüllens direkt verbunden scheint, stellt dazu die Unmöglichkeit des Schnurrens, und nimmt diese Stimmunterschiede ebenfalls als Kennzeichen für die oben aufgeführten Arten.

An anderer Stelle (1916c) führt Pocock für diese Gruppe die beiden Gattungsnamen *Panthera* Oken, 1816 für *leo* (= Löwe), *tigris* (= Tiger), *pardus* (= Leopard), *onca* (= Jaguar) und *Uncia* Gray, 1854 für *uncia* (= Irbis) ein und begründet deren Priorität vor anderen Namen für diese Gattungen. Weit später stellt Hershkowitz (1949) allerdings fest, daß *Panthera* Oken als Gattungsname für die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar nicht annehmbar sei. Die Ersterwähnung bei Oken von *Panthera* ohne folgenden Speciesnamen und nicht ersichtlich, ob als Genusname gedacht, findet sich für *Felis colocolo*. Als Genusname zuerst voll ausgeschrieben taucht *Panthera* als „*Panthera americana*“ für den Ozelot auf, jeden-



falls nicht für eine der Arten der Großkatzengruppe. Da das Genus *Panthera* späterer Autoren durch *Panthera* Hübner, 1823 für eine Lepidopteren-gattung als Erstbezeichnung ungültig ist, schlägt Hershkovitz für die in Frage kommende Großkatzengruppe den Namen *Leo* Brehm, 1829 vor.

Im Interesse der Stabilität der Nomenklatur müssen wir jedoch trotz dieser berechtigten Einwände den Namen *Panthera* Oken, der seit Pocock (1916 c) in allen wichtigen Arbeiten über diese Gattung und Faunenlisten gebraucht wurde, als Nomen conservandum unbedingt beibehalten, wie es bereits bei Ellermann & Morrison-Scott (1951) ausdrücklich gefordert wird.

Pocock entdeckte etwas später (1917 a) weitere spezifische Merkmale dieser Großkatzengruppe, nämlich den Bau des Rhinariums und gewisse Eigentümlichkeiten im Bau der Krallenscheiden (vergl. unten!). In einer anderen Arbeit (Pocock 1917 b) trennt er diese Gruppe dann als Unterfamilie *Pantherinae* von den Unterfamilien *Acinonychinae* und *Felinae* ab, mit folgender Definition für die *Pantherinae*:

„Suspensorium of the hyoid imperfectly ossified, its interior portion consisting of a larger or shorter elastic tendon conferring great mobility upon the larynx, which is not held close up to the base of the skull. Feet like those of the *Felinae*.“

Bei der Untersuchung des Zungenbaus der Feliden stellt Sonntag (1923) fest, daß die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar deutliche gemeinsame Züge besitzen (vergl. unten!), die sie als eigene Gruppe den anderen Feliden gegenüber stellen lassen (der Irbis wurde dabei nicht untersucht). Sonntag erkennt die Parallelität zu Pococks Einteilung und identifiziert diese Gruppe mit dessen Unterfamilie *Pantherinae*.

In einer großen Arbeit über die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander folgt Haltenorth (1937) der Auffassung Pococks, dieser Gruppe den Rang einer Unterfamilie zu geben, erkennt aber die Bedeutung des Hyoidbaus, den Pocock (1917 b) zur Diagnose der *Pantherinae* allein verwendet, nicht an, da seine Schädeluntersuchungen zeigen, daß zwei weitere Arten, der Puma (*Puma concolor*) und der Nebelparder (*Neofelis nebulosa*), sich den anderen im Schädelbau eng anschließen lassen und da seiner Meinung nach „dem Schädel- und Gebißbau zusammen ein höherer systematischer Wert zukommt als dem Hyoidbau allein“.

Man könnte dabei an die Möglichkeit denken, der veränderte Hyoidbau sei einfach eine allometrische Funktion der absoluten Schädelgröße der *Pantherinae*. Das trifft jedoch tatsächlich kaum zu, da die absoluten Größen der Arten Puma und Gepard, die ein normal verknöchertes Hyoid besitzen, die des Irbis, dessen Hyoid, gleich wie bei Löwe und Tiger z. B., unvollständig verknöchert ist, völlig überdecken. (Basallängen nach Haltenorth: Irbis 141—166 mm, Puma 128—196 mm, Gepard 121—170 mm).

Haltenorth stellt nach seinen Ergebnissen ein System auf, das innerhalb der Unterfamilie *Pantherinae* die beiden Gattungen *Panthera* und *Uncia* als solche getrennt beibehält, aber zu *Panthera* sowohl den Nebel-

parder wie den Puma stellt. *Panthera* enthält dabei die beiden Subgenera *Panthera* Oken, 1816 (für *leo*, *tigris*, *onca*, *pardus*, *nebulosa*) und *Puma* Jardine, 1834 (für *concolor*).

Mit anderer Berechnungsweise an Hand von *Holdenorths* Zahlenmaterial verändert *Zarapkin* (1939) dessen Einteilung insofern etwas, als er nur die Arten Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard in eine Gattung zusammenfassen zu dürfen glaubt, von der Puma, Nebelparder und Irbis gattungsmäßig differieren.

In seiner Mammalia-Klassifikation folgt *Simpson* (1945) der Auffassung *Holdenorths* über die Verwandtschaftsbeziehungen weitgehend, führt die *Pocock* schen Unterfamilien jedoch nur als Gattungen, wobei er den Puma zu der Gattung *Felis* in die Untergattung *Felis* (*Puma*) Jardine, 1934 stellt. Die anderen Arten beläßt er bei *Panthera*, erklärt sie aber alle gleichzeitig zu Untergattungen: *Panthera* (*Panthera*) Oken, 1816 (Leopard); *Panthera* (*Leo*) Oken, 1816 (Löwe); *Panthera* (*Tigris*) Oken, 1816 (Tiger); *Panthera* (*Jaguaris*) Severtzow, 1858 (Jaguar); *Panthera* (*Neofelis*) Gray, 1867 (Nebelparder); *Panthera* (*Uncia*) Gray, 1867 (Irbis).

*Leyhausen* (1950) bringt die Diskussion um die verwandtschaftliche Stellung dieser Arten wieder neu in Fluß, indem er an Hand von Verhaltensuntersuchungen zeigt, daß *Holdenorths* System an verschiedenen Punkten stark korrigiert werden muß. Den Puma möchte *Leyhausen* dabei aus den *Pantherinae* herausnehmen, wobei er hervorhebt, daß dieser wie eine Hauskatze schnurren könne, im Gegensatz zu den *Pantherinae*, die nur mit der Expiration schnurrende Töne ausstoßen können. Auf Grund seiner Beobachtungen scheint der Tiger von den Arten der engeren Gattung *Panthera* dem Löwen am fernsten zu stehen; eine Aussage über die stammesgeschichtliche Aufspaltung der Arten ist ihm jedoch nicht möglich, da nach seinen Feststellungen Überschneidungen der Merkmale nicht zu vermeiden sind. Daher vermutet er „explosive“ Abspaltung der rezenten Großkatzen.

Später teilt *Leyhausen* (1956 a und c) außer dem Schnurren zwei weitere Verhaltensweisen mit, in denen sich die *Pantherinae* von den *Felinae* unterscheiden, nämlich in der Intensität der Fellpflege und der bevorzugten Freßstellung. Dabei erweist sich der Puma als deutlich den *Felinae* zugehörig.

1957 gibt *Holdenorth* wieder ein ausführliches Felidensystem, das für die Unterfamilie *Pantherinae* seinen früheren Ergebnissen (1937) entspricht, d. h., die Arten Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar, Puma und Nebelparder im Genus *Panthera*, den Irbis im Genus *Uncia* beläßt.

In ihrer Arbeit über das Fellmuster der Feliden verändert *Weigel* (1961) für die *Pantherinae* dieses System wieder, indem sie den Puma in Anlehnung an *Pocock* und *Leyhausen* zu den *Felinae* rechnet, den Nebelparder dagegen noch „einstweilen bei den Großkatzen beläßt, jedoch als besondere Gattung *Neofelis*“. Dabei betont sie aber ausdrücklich die abseitige Stellung des Nebelparders auf Grund seiner Fellzeichnung, die dem Mustertyp der *Felinae* viel näher kommt als dem der *Pantherinae*.

Daß der Nebelparder tatsächlich nicht den *Pantherinae*, sondern den *Felinae* zugerechnet werden muß, aber ein Bindeglied von diesen zu den *Pantherinae* darstellt, zeigte ich (Hemmer, 1964a) unter Berücksichtigung der von Leyhausen aufgezeigten Verhaltensmerkmale, wobei wichtige Unterschiede zwischen *Felinae* und *Pantherinae* tabellarisch zusammengestellt wurden.<sup>1)</sup>

Die dort gegebene Merkmalsliste ist hier nun zu erweitern und die Merkmale, nach denen *Pantherinae* und *Felinae* zu trennen sind, zu beschreiben, und zwar vorerst nur von der Nominatgattung *Panthera* her.

## 1. Morphologisch-anatomische Merkmale:

### a) Hyoid (Taf. I, Fig. 1) (nach Pocock, 1916a)

An Stelle des Epihyale, das bei den *Felinae* und *Acinonyx* (dieser als Beispiel auf Fig. 1) durchgehend verknöchert ist, tritt im Zungenbein von *Panthera* ein elastisches Ligament, das beim Löwen etwa 15 cm Länge besitzt und auf 20 bis 23 cm ausgedehnt werden kann. Epihyalereste treten noch in Verknöcherungen am oberen Ende des Ligamentes auf, bei den einzelnen Arten in verschiedenem Maße.

### b) Rhinarium (Taf. I, Fig. 2—6) (nach Pocock, 1917a)

Die kurze Behaarung der Nase reicht bei *Panthera* bis zum vorderen Nasenrand, so daß in Aufsicht vor den Haaren kein oder nur ein sehr schmaler Streifen nackter Haut sichtbar wird, während bei den *Felinae* die nackte Haut des Rhinariums wenigstens ein Stück weit auf die Dorsal-seite der Nase, in spezifisch verschiedener Weise, reicht. Das Rhinarium selbst ist bei *Panthera* ziemlich flach, die Mittelfläche schmal und unten scharf abgewinkelt, ohne deutliche seitliche Erweiterung unter der Ebene der Nasenlöcher; diese seitliche Ausweitung dagegen bei den *Felinae* in verschieden starkem Maße.

### c) Krallenscheiden (nach Pocock, 1917a)

Die häutigen Krallenscheiden sind bei *Panthera* sowohl auf der Außen- als auch auf der Innenseite der Krallen gleichermaßen gut entwickelt und verbergen die Krallen beim Zurückziehen meist völlig. Bei den *Felinae* sind auch bei starker Ausbildung der Krallenscheiden diese doch gewöhnlich auf der Innenseite deutlich weniger gut entwickelt als auf der Außenseite. Bei *Acinonyx* fehlen diese Scheiden im Adultzustand ganz.

### d) Zunge (Taf. II, Fig. 7) (nach Sonntag, 1923)

Der Bereich der Papillae spinosae der Zunge beginnt bei *Panthera* nahe bei der Zungenspitze und ist auf den vorderen Teil ihrer Dorsalfäche be-

<sup>1)</sup> In einem nach Drucklegung dieser Arbeit erschienenen Buch plädiert auch Mazák (1965: Der Tiger, Ziemsen-Verlag Wittenberg) für die feline Natur des Nebelparders.

schränkt. Bei den *Felinae* beginnt dieser Bereich entweder ebenfalls nahe der Zungenspitze (*Puma* und *Jaguarundi*), reicht dann aber weiter nach hinten bis zur Mitte, oder der *Papillae spinosae*-Bereich beginnt weit von der Zungenspitze entfernt.

**e) Kopfzeichnung** (Taf. II, Fig. 8—12)

Bei *Panthera* finden sich weder an der Stirn, noch an den Wangen, noch auf dem Hinterkopf und Nacken oder an irgend einer anderen Stelle des Halses oder Kopfes Längsstreifen, sondern stets Punkte, die höchstens zu breiten Querstreifen (*Tiger*) ausgezogen oder zu Querstreifen am Hals verschmolzen sein können. Dagegen finden sich bei den *Felinae* stets mindestens an einer der angegebenen Stellen Längsstreifen (meist vier breite Nackenstreifen, die sich oft auf die Stirn herunter fortsetzen und dort nur wenig oder nicht oder doch sehr unregelmäßig in Flecken aufgelöst sind, ein Streif jederseits vom inneren Augenwinkel zum Mundwinkel, ein vom Mundwinkel auf die Wange wegziehender Streif, wobei die beiden letzten Streifen vereinigt auch vom inneren Augenwinkel direkt über die Wange verlaufen können, ohne den Mundwinkel zu berühren, und ein vom äußeren Augenwinkel wegziehender Wangenstreif. Auf Fig. 8 sind diese Streifen in Kombination gezeigt, wie sie jedoch zusammen tatsächlich bei keiner Art auftreten). Auch bei *Acinonyx*, bei dem ebenfalls eine weitgehende Auflösung der Zeichnung in Einzelflecke zu beobachten ist, sind stets noch der Streif vom inneren Augenwinkel zum Mundwinkel, sowie meist noch der vom äußeren Augenwinkel wegziehende Streif vorhanden, wenn auch letzterer meist deutliche Auflösungstendenzen zeigt. Der Irbis zeigt Auflösung aller Streifen wie bei *Panthera*; der reihenmäßige Zusammenhang der Flecken ist aber am Hinteraugenstreif und besonders an den Nackenstreifen noch sehr deutlich; bei letzteren sind die Flecken nicht rundlich wie bei *Panthera*, sondern z. T. noch in Streifenrichtung gestreckt. (Im Hinblick auf die Zeichnung der Wangen wird dieses Merkmal bereits von Blonk [1964] festgestellt).

**f) Pupille** (nach Gray, 1867 a; Schneider, 1930)

Bei normaler Beleuchtung besitzt die Pupille von *Panthera*, wenigstens bei adulten Individuen, runde Form (vergl. dazu später die Besprechung der Pupillengestalt der einzelnen Arten!). Bei den meisten *Felinae* (Ausnahmen: *Puma*, *Lynx*-Gruppe und einige andere) hat die Pupille dagegen mehr oder weniger senkrecht-elliptische Form. Die Pupille von *Acinonyx* ist wieder rund. Dieses Merkmal besitzt also nur gegenüber gewissen Gruppen der *Felinae* systematischen Wert.

## 2. Verhaltensmerkmale:

### g) Stimme

In mehr oder weniger deutlicher Form können die Arten der Gattung *Panthera* brüllen (vergl. Besprechung der Stimmäußerungen!), die *Felinae* und *Acinonyx* dagegen nicht. Gleich laute Rufe oder Schreie, wie sie z. B. der Puma besitzt, können mit dem Brüllen nicht homologisiert werden. Die *Felinae* und *Acinonyx* können beim Ein- und Ausatmen schnurren, *Panthera*, soweit sicher bekannt, nur beim Ausatmen.

**h) Freßstellung** (Taf. III, Fig. 13—16) (nach Leyhausen, 1956 a u. c und eigenen Beobachtungen).

Während die *Felinae* und *Acinonyx* normalerweise im Hocken fressen, liegen die Arten der Gattung *Panthera* bevorzugt beim Fressen (Fig. 13) und zeigen nur bei kleineren Nahrungsbrocken oder weicher Nahrung bzw. vorübergehend zu Beginn des Fressens die Hockstellung. Dabei gibt es starke individuelle Unterschiede, so daß sich manche Individuen, z. B. Leoparden, in diesem Merkmal meist felin verhalten können. Stehend, vorne tief geduckt, fressen sowohl *Panthera* als auch *Felinae* nur zu Beginn oder bei sehr kleinen Brocken. Die meist sehr tief geduckte Hockstellung des Pumas, die oft in eine Liegestellung übergehen kann (Fig. 16), entspricht der eigentlichen Liegestellung von *Panthera* nicht, indem beim Liegen des Pumas die Ellbogen wie bei der typischen Hockstellung weit hinter die Schulter zu liegen kommen, während die Oberarme bei *Panthera* dann eine ziemlich gerade Linie nach unten bilden.

### i) Zerreißhandlung

Ein Abreißen eines Teiles des Nahrungsfleisches durch Fassen mit den Eck- und Schneidezähnen und anschließendes Hochrucken des Kopfes kommt bei *Panthera* vor, nicht dagegen bei adulten *Felinae* (Leyhausen, 1956 a) (Als „Verhaltensrelikt“ von mir noch bei 7 Wochen alten Fischkatzen beobachtet).

**k) Fellpflege** (nach Leyhausen, 1956 c)

Die *Felinae* putzen sich das Fell, besonders bei der „Gesichtswäsche“, weit intensiver als die Arten der Gattung *Panthera*. Diese greifen dabei mit der Pfote kaum weiter als über den Nasenrücken am Kopf nach hinten.

### l) Schwanzhaltung in Ruhe

In Ruhestellung sollen die *Felinae* nach Krumbiegel (1953—55) meist mit um den Körper gelegten Schwanz sitzen, während dieser bei *Panthera* nach hinten ausgestreckt bleibt. Beim Ruhesitzen der *Felinae* kann dieses Merkmal allerdings noch nicht als durchgehend gesichert gelten, bzw. scheint nicht für alle Arten zuzutreffen.

### m) Andere Unterschiede

In diesem Zusammenhang der Verhaltensunterschiede sei noch auf ein anderes Merkmal aufmerksam gemacht, das zwar nicht den *Pantherinae* allein zukommt, das aber bei ihnen doch weit häufiger auftritt als bei den *Felinae*, nämlich die Schlafstellung Rückenlage. Die *Felinae* schlafen normalerweise in den Stellungen, die Grimm (1955) für die Hauskatze beschreibt: gestreckte (Seitenlage), flachbogige, halbkreis-, dreiviertelkreis- und vollkreisförmige Stellung, wobei diese Lagen von der herrschenden Außentemperatur beeinflusst werden, d. h., die Katze nimmt bei höheren Temperaturen meist die gestreckteren Lagen ein; im Sommer und Winter scheint auf Grund physiologischer Unterschiede die Reizschwelle für das Einnehmen besonders der Halbkreislage verschieden hoch zu liegen, d. h., im Sommer wird diese Lage schon bei tieferen Temperaturen eingenommen als im Winter.

Die *Pantherinae* schlafen ebenfalls meist in einer dieser Stellungen; zeitweise, bei manchen Arten und Individuen auch sehr oft, nehmen sie im Schlaf aber auch eine Rückenlage ein (Taf. III, Fig. 17—20), wobei die Hinterbeine normalerweise frei in die Luft stehen, die Oberschenkel leicht nach vorne weisend, die Unterschenkel im Knie stark abgewinkelt, die Füße nach hinten oben zeigend, während die Vorderbeine über der Brust zusammengelegt oder fast gekreuzt werden.<sup>2)</sup>

Übergänge zwischen dieser Lage und der Seitenlage können in verschiedener Weise beobachtet werden; meist ist dann das freie Hinterbein ziemlich stark nach oben gestreckt, während das andere seitlich aufliegt. Diese Schlaflage kommt bei allen vier Arten der Gattung *Panthera* vor, in ihrer Häufigkeit jedoch verschieden: am häufigsten beim Löwen und Tiger, seltener bei Leopard und Jaguar, bei diesen anscheinend stärker temperaturabhängig, nur bei höherer Außentemperatur, also mit heraufgesetzter Reizschwelle, was damit zusammenhängen dürfte, daß diese beiden Arten stärker als die beiden anderen ausgesprochene Subtropen- und Tropenbewohner sind. Auch der Irbis nimmt manchmal diese Schlaflage ein. Unter den *Felinae* kenne ich diese Lage von adulten Tieren nur bei Nebelparder und Puma, also Arten, die einerseits (Nebelparder) als Übergangsform zu den *Pantherinae* zu betrachten sind, andererseits (Puma) diesen wohl auch noch etwas näher kommen als die anderen *Felinae*. Bei letzteren scheint diese Schlaflage dagegen selten, z. T. noch in der Jugendentwicklung aufzutreten. So schlafen junge Wildkatzen nach Lindemann & Rieck (1953) bei großer Hitze und sehr selten auf dem Rücken, desgl. sah ich Jungluchse in dieser Stellung.

Ein Unterschied zwischen *Panthera* und den *Felinae* liegt eventuell auch in der Chromosomengestalt. Wie Makino & Tateishi (1952) feststellen,

<sup>2)</sup> Eine Beschreibung der Schlafstellung Rückenlage erschien nach Drucklegung dieser Arbeit auch bei Hassenberg, L. (Ruhe und Schlaf bei Säugetieren, Wittenberg 1965), die einen Löwen in entsprechender Lage abbildet (Abb. 10), in einer Zusammenstellung der Arten (S. 52—55) unter den Feliden die Rückenlage aber nur für infantile Wildkatzen und für die Hauskatze angibt.

ist die Anzahl der Chromosomen wohl für alle Feliden  $2n = 38$ . Dabei gleichen sich bei *Felis catus*, *Prionailurus bengalensis* und *Panthera leo* die Autosomen und das y-Chromosom weitgehend; das x-Chromosom ist beim Löwen aber gegenüber den beiden Felinen sehr groß, stark verlängert, formverschieden. Inwiefern dieser Unterschied nur dem Löwen zukommt, oder für *Panthera* im Allgemeinen gilt, bleibt allerdings noch festzustellen.

An Hand dieser umfassenden Merkmalsaufstellung kann nun nochmals eine Überprüfung der Zugehörigkeit der Arten Nebelparder (*Neofelis*) und Puma (*Puma*) zu den *Pantherinae* oder *Felinae* vorgenommen werden, sowie der Stellung des Irbis (*Uncia*) zu den *Panthera*-Arten. Zu diesem Zweck diene Tabelle 1.

Tabelle 1: Zugehörigkeit von *Uncia*, *Neofelis* und *Puma* zu *Pantherinae* oder *Felinae*:

	<i>Panthera</i>	<i>Uncia</i>	<i>Neofelis</i>	<i>Puma</i>	<i>Felinae</i> (+ <i>Acinonyx</i> )
Hyoid	+	+	—	—	—
Rhinarium	+	+	—	—	—
Krallenscheiden	+	?	+	—	—
Zunge	+	?	—	—	—
Kopfzeichnung	+	+	—	—	—
Stimme	+	—	—	—	—
Freßstellung	+	—	—	—	—
Zerreißhandlung	+	+	+	—	—
Fellpflege	+	+	±	—	—
Schwanzhaltung in Ruhe	+	+	+	+	—(+)

Aus dieser Tabelle zeigt sich, daß der Puma ganz eindeutig zu den *Felinae* gehört. Für den Nebelparder werden meine früheren Befunde (H e m m e r, 1964 a) jetzt an Hand weiterer Merkmale bestätigt. Von 10 möglichen Merkmalen besitzt er 6 ausgesprochene Felinen-Merkmale, und nur 3 typische *Panthera*-Merkmale. Der Irbis dagegen — obwohl die beiden Merkmale des Zungenbaus und der Krallenscheiden nicht untersucht werden konnten — ist mit 6 typischen *Panthera*-Merkmalen und nur 2 Felinen-Merkmalen wohl deutlich von *Panthera* selbst getrennt, aber eindeutig zu den *Pantherinae* zu stellen, von denen aus er den Übergang zu den *Felinae* darstellt, den von deren Seite her der Nebelparder vermittelt. Irbis und Nebelparder stellen somit zwei recht nahe verwandte Arten dar, was in ihrem Verhalten besser als in den morphologischen Merkmalen zum Ausdruck kommt, das in diesen Punkten bei beiden Arten fast identisch ist. Die Weiterentwicklung des Irbis im Pantherinenzweig umfaßt hauptsächlich Merkmale morphologischer Art, die beim Nebelparder auf dem Felinenniveau blieben.

Daß der Verlauf der Phylogenie dieser Arten in jener Weise gesehen werden muß, d. h., daß die Pantherinen zuerst ein Felinenstadium durchlaufen haben, zeigt das Studium des fossilen Materials, das naturgemäß die Hauptrolle zur Dokumentation phyletischer Abläufe spielt. Das Gebiß der *Felinae* weist allgemein dabei eindeutig einen ursprünglicheren Bau auf als das der *Pantherinae*, wobei ersteres sich an ursprüngliche Feliden

direkt anschließen läßt. Besonders kommt dies zum Ausdruck im hohen schlanken Protoconid sämtlicher Prämolaren der meisten *Felinae*, sowie in dem bei diesen meist stärker ausgebildeten Talonid am  $M_1$ , das bei den *Pantherinae* und anderen höher entwickelten ausgestorbenen Feliden successive reduziert wurde.

Die Stellung des Nebelparders nahe der Wurzelgruppe der *Pantherinae* konnte auch durch das Studium fossiler Nebelparder wahrscheinlich gemacht werden (Hemmer & von Koenigswald, 1964).

Die *Pantherinae* und *Felinae* unterscheidenden Merkmale nähern sich stark oder gleichen sogar meist ganz in ihrer felines Ausprägung den entsprechenden der Viverriden, besonders stark den Genetten (Dücker, 1957), der den Feliden am nächsten stehenden Familie. Das einzige dieser Merkmale, das *Pantherinae* und Viverriden enger zusammenzuschließen scheint, ist die Zerreißhandlung beim Fressen (bei den Viverriden sehr häufig angewandt). Da sie jedoch bei jungen *Felinae* — z. B. der Fischkatze — ebenfalls noch auftritt, ist sie als bei den adulten *Felinae* sekundär in Verlust geraten anzusehen. Die Freßstellung der Viverriden ist, soweit ich es an verschiedenen Arten feststellen konnte, die für die *Felinae* typische Hockstellung in verschiedener Abwandlung. Die Viverriden stehen auch mehr beim Fressen als die Feliden. Gleichermaßen entspricht, jedenfalls bei den Genetten, die Fellpflege und die Schwanzhaltung der der Felines (Dücker, 1957). Die morphologischen Merkmale stimmen ebenfalls in verschieden starkem Umfang bei verschiedenen Viverriden mit den *Felinae* überein.

Auch die abseitige Stellung des Geparden kann als Zeuge dafür herangezogen werden, daß viele felines Merkmale gegenüber den pantherinen als die primitiveren, ursprünglicheren Felidenmerkmale zu werten sind. Gegenüber den *Pantherinae* zeigt der Gepard genau die gleiche Merkmalskombination wie die *Felinae*, unterscheidet sich aber von diesen wiederum sehr deutlich durch eine Reihe sowohl sehr ursprünglicher als auch sehr weit evoluerter und hoch spezialisierter Merkmale. Dabei ist die oft dafür gehaltene Nicht-Rückziehbarkeit der Krallen kein Primitivmerkmal, sondern eine Sekundärbildung, wie schon Pocock (1916e) annimmt, der sämtliche äußeren Sonderbildungen des Geparden (Kopfform, Körperbau, Fußbau, Schwanz) als Anpassung an seine Lebensweise (Hetzjagd) ansieht und wie die Feststellung Enckes (1963) an jungen Geparden bestätigt, daß Geparden bis zum Alter von 15 Wochen ihre Krallen wie jede andere Katze einziehen können.

Als Primitivmerkmal darf hingegen die sich über den ganzen Rücken erstreckende hellgraue Mähne der Jungen angesehen werden, „die bis auf eine kurze Nackenmähne nach 10 Wochen völlig verschwindet“ (Encke). Diese Rückenmähne erinnert sehr stark an gleiche Bildungen bei verschiedenen Viverriden und Hyaeniden, so daß die Potenz zu ihrer Anlage wohl sehr alter Besitz der Aeluroideen ist. Bei keiner anderen Katze findet sich ähnliches.

Bei der Betrachtung des Milchgebisses des Geparden stellt Broom (1949) fest, daß es, besonders in den Caninen, sich stark von den anderen



Feliden unterscheidet. Die oberen Milchcaninen sind sehr klein, mit zwei deutlichen Spitzen neben der Hauptspitze; die unteren ähnlich, mit ebenfalls drei ausgeprägten Spitzen. Beide ähneln in gewissem Maße vorderen Prämolaren primitiver kleiner Carnivoren. Auch das bleibende Gebiß des Geparden unterscheidet sich deutlich von allen anderen Feliden, besonders durch die kaum angedeutete Ausbildung (Rückbildung) des Deuterocon am P<sup>4</sup>.

Von allen Feliden ist der Gepard der einzige Vertreter, der außer für die Katzenstaupe auch für die Hundestaupe anfällig ist (E n c k e, schriftl. Mitt.). Die Stimme des Geparden, die von den gewöhnlichen anderen Katzenstimmen stark divergiert und z. T. an Vogelstimmen erinnert (vergleichbare Stimmen bei Feliden nur noch beim Puma und sehr jungen Leoparden, Jaguaren, Tigern und Nebelpardern und anderen sehr jungen Felinen), kommt Viverridenstimmen näher als Felidenstimmen.

Das alles weist auf eine ausgeprägte Sonderstellung des Geparden hin, wobei im einzelnen zwischen primitiven und neu erworbenen Merkmalen oft kaum zu entscheiden ist. Dennoch scheint sie sich aus einer Abzweigung seiner Vorfahren vom Felidenstamm vor dessen Aufspalten in die übrigen rezenten Gattungen abzuleiten. Nur innerhalb dieser langen Zeitspanne, die ihm gegenüber den geologisch jüngeren Feliden blieb, war es dem Geparden bzw. dessen Vorfahren möglich, die große Zahl von Sonderbildungen zu entwickeln, die ihn auszeichnet. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Gepardengruppe (*Acinonychinae*) ihren erdgeschichtlichen Höhepunkt der Verbreitung und Artenmannigfaltigkeit bereits überschritten hat. Zu Beginn des Pleistozäns waren große Geparden mit allen Kennzeichen der rezenten Art, nur eben bedeutend größer, über fast ganz Eurasien verbreitet (z. B. Pei, 1934; Schaub, 1939; Teilhard & Piveteau, 1930; Viret, 1954; Zdansky, 1925).

Sind nun nach diesen Befunden die Felidenmerkmale mit genügender Sicherheit als die gegenüber den Pantherinenmerkmalen phyletisch älteren anzusehen, so ergibt sich daraus die Richtigkeit der oben ausgeführten Evolutionslinie der *Pantherinae* aus dem Felinenzweig über ein, im ganzen noch felines, *Neofelis*-Merkmalskombinat und ein, bereits mehr pantherines, *Uncia*-Stadium. Das schließt natürlich nicht aus, daß die *Felinae* z. T. spezialisierter und höher entwickelt erscheinen können als die *Pantherinae*, da es sich um Sekundärentwicklungen handeln kann, während die *Pantherinae*, von ihren Sondermerkmalen abgesehen, recht ursprünglich wirken können.

Wenn wir nun für die beiden Genera *Panthera* und *Uncia* die Vereinigung in einer Unterfamilie — *Pantherinae* —, und damit die Abtrennung gegenüber den anderen Feliden beibehalten, obwohl wir sahen, daß Irbis und Nebelparder sich ziemlich nahe stehen, letzterer aber dann zu den *Felinae* gerechnet werden muß, so gründet sich das auf die außerordentlich starke Abweichung der Nominatgattung *Panthera* von allen anderen Genera der Feliden (eine Abweichung weit größeren Ausmaßes als anderer Felidengattungen untereinander) in Merkmalen, die allen anderen Feliden

gemeinsam zukommen, und weil die Zusammengehörigkeit beider, in sich wiederum nicht zu vereinigenden Genera, *Panthera* und *Uncia*, in diesen Merkmalen dann nur durch eine höhere systematische Kategorie als die Gattung gekennzeichnet werden kann.

Wir müssen uns dabei stets bewußt bleiben, daß die einzige einigermaßen natürliche Einheit im System die Art ist und daß Begriffe wie Gattung und Unterfamilie lediglich mehr oder weniger künstliche Einheiten zur Kennzeichnung verschieden starker Abweichung von Artengruppen gegeneinander darstellen und in ihrer Anwendung daher auch stark von der persönlichen Auffassung des jeweiligen Autors abhängig sind. Tatsächliche Verwandtschaftsverhältnisse können bei Arten, die den Übergang solcher Gruppen bilden, mittels dieser systematischen Kategorien oft nur schlecht oder gar nicht zum Ausdruck gebracht werden (als Beispiel auf Ordnungsebene: *Tupaioidea* mit Zwischenstellung zwischen Primaten und Insektivoren). Zur eindeutig klaren Darlegung und Kennzeichnung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse ist in solchen Fällen über das nomenklatorische System hinaus eine graphische oder beschreibende Darstellung der phylogenetischen Zusammenhänge der entsprechenden Arten oder Artengruppen das einzige Mittel.

Würden wir heute von unserer Gruppe nur den Irbis kennen, würden wir kaum zögern, ihn als eigene Gattung zu den anderen Feliden zu stellen, ohne eine darüber hinausgehende Abtrennung vorzunehmen, bzw. ihn höchstens mit dem Nebelparder in einer höheren systematischen Einheit zu vereinigen oder aber auch beide zur gleichen Gattung zu rechnen. In phylogenetischer Sicht wäre die Wurzelgruppe der *Pantherinae* in geologischer Vergangenheit mit dieser gedanklichen Gattung gleichzusetzen, aus der einerseits der Nebelpardervorfahr früh unter Beibehaltung der meisten felinen Merkmale abspaltete, andererseits der Pantherinenstamm seinen Anfang nahm.

Zum Schluß sei noch auf die Frage nach der deutschen Benennung der Unterfamilie *Pantherinae* eingegangen. Die Bezeichnung „Großkatzen“, die meist gebraucht wird, wäre hier irreführend bzw. mißverständlich, da dieser Begriff in seiner weitest verbreiteten Anwendung alle Arten einschließt, die eine bestimmte absolute Größe überschreiten. In diesem Sinn, wie ihn auch Haltenorth (1936/1937) gebrauchte, werden als „Großkatzen“ außer Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar und Irbis auch Puma, Nebelparder und Gepard geführt, denen die anderen Feliden als „Kleinkatzen“ gegenübergestellt werden.

Für recht unglücklich gewählt halte ich die Bezeichnung bei Sanderson (1956), wo nur die Arten der Gattung *Panthera* als „Großkatzen“ benannt und Puma, Irbis, Nebelparder und Goldkatzen (*Profelis*) als „Mittelkatzen“ zusammengefaßt werden. Einerseits gilt dafür das bereits gesagte, nämlich daß „Großkatzen“ als nicht-systematischer Begriff für alle oben angeführten Arten populär ist und somit nicht ohne zusätzliche Verwirrung auf eine Teilgruppe beschränkt werden kann, andererseits der unschöne

Begriff „Mittelkatzen“ auch wieder Tiere sehr verschiedener systematischer Zugehörigkeit zusammenfaßt.

Es ist demnach zur deutschen Benennung der *Pantherinae* ein Wort zu wählen, das keinen dieser Größenbegriffe beinhaltet. Ich schlage daher, in sprachlicher Anlehnung an die wissenschaftliche Namengebung, als auch populär die Gruppe klar umreißender Begriff die Bezeichnung „Pantherkatzen“ vor.

Kurzer diagnostischer Überblick über die Pantherkatzen:

**Unterfamilie:** *Pantherinae* P o c c o c k , 1917 (Pantherkatzen)

Hyoid nicht völlig verknöchert, sondern mit elastischem Band an Stelle des Epihyale. Rhinarium nicht oder kaum auf die Dorsalseite der Nase reichend, flach, Mittelfläche schmal, ohne deutliche seitliche Erweiterung. Krallenscheiden auf Außen- und Innenseite der Krallen gleichmäßig gut entwickelt. Bereich der Papillae spinosae auf der Zunge nahe an der Zungenspitze beginnend, auf den vorderen Teil der Dorsalseite beschränkt. In der Kopf- und Halszeichnung nirgends durchgehende Längsstreifen, sondern nur Flecken, Pupille bei normaler Beleuchtung rund oder annähernd rund. Beim Fressen „Zerreißhandlung“ angewandt. Fellpflege, besonders „Gesichtswäsche“ nicht sehr gründlich. Schwanz beim Ruhesitzen meist lang nach hinten ausgestreckt.

**1. Gattung:** *Uncia* Gray, 1854

Synonyme (soweit bei Autor nicht näher angegeben, vergl. Literaturverzeichnis!)<sup>3)</sup>

*Felis* L i n n a e u s , 1758; und vieler späterer Autoren.

*Leopardus* M a t s c h i e , 1895 (Sitz. ber. Ges. nat.forsch. Freunde Berlin 1895, No. 10)

*Panthera* F i t z i n g e r , 1868

*Uncia* G r a y , 1854; und der meisten späteren Autoren.

Fressen in Hockstellung (felin); kein Brüllen. In Hals- und Kopfzeichnung Zusammengehörigkeit der Flecken zu Längsreihen gut zu erkennen.

Monospezifisch: *Uncia uncia* (Schreber, 1775) (Irbis, Schneeleopard, Schneepanther)

Mit den Gruppenkennzeichen. Für die morphologischen u. a. Artkriterien vergl. die Besprechung der Einzelmerkmale; für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

**2. Gattung:** *Panthera* Oken, 1816

Synonyme:

*Cynailurus* E l e r a , 1893

*Felis* L i n n a e u s , 1758; und vieler späterer Autoren.

<sup>3)</sup> Namentlich zitiert werden hier zur Vermeidung zu langer Listen nur die Ersterwähnungen der Namen.

*Jaguaris* Severtzow, 1858

*Leo* Oken, 1816; Brehm, 1829; und vieler späteren Autoren.

*Leonina* Grevé, 1894 (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Halle, 63, 1, 1894)

*Leopardus* Gray, 1858 (Proc. Zool. Soc. London f. 1857, p. 278, 1858); 1862; 1867; und vieler späteren Autoren.

*Onca* Severtzow, 1858

*Panthera* Oken, 1816; Severtzow, 1858; Fitzinger, 1868; und vieler späteren, sowie der meisten modernen Autoren.

*Pardotigris* Kretzoi, 1929

*Pardus* Giebel (Fitzinger, 1868)

*Tiger* Sherborn, 1931 (Index An. Sect. 2. fasc. 26, p. 6517, 1931)

*Tigrina* Grevé, 1894 (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Halle, 63, 1, 1894)

*Tigris* Oken, 1816; Gray, 1862; Fitzinger, 1868; und vieler späterer Autoren.

*Uncia* Trouessart, 1884; und einiger späteren Autoren.

Fressen bevorzugt in Liegestellung; in der Lautgebung Brüllen. Kopf- und Halszeichnung ganz zu runden Flecken aufgelöst, z. T. sekundär, meist quer, vereinigt. Für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

1. Art: *Panthera leo* (Linnaeus, 1758) (Löwe)
2. Art: *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) (Tiger)
3. Art: *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) (Leopard, Panther)
4. Art: *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Jaguar)

Mit den Gruppenkennzeichen. Für die Merkmale der einzelnen Arten vergl. Besprechung der Einzelmerkmale; für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

## II. Teil: BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR SCHÄDEL UND UNTERKIEFER DER REZENTEN PANTHERINAE

(Auf Grundlage von Pocock, 1916c, Haltenorth, 1936/37 (hauptsächlich), Novikov, 1962 und eigenen ergänzenden Untersuchungen)

Abkürzungen in den Bestimmungstabellen (Taf. IV—VI):

L = Löwe, T = Tiger, P = Leopard (Panther), J = Jaguar.

### 1. Schädel

#### I. Genus *Uncia*

Irbis: Schädel kurz, breit und hochgewölbt, mit stärkerer Abknickung im Vertex (höchster Punkt über der Strecke Prosthion-Basion) nach vorn. Äußere Kammer der Bulla (Ectotympanicum) sehr groß und den ganzen Vorderteil des Bullahohlraumes einschließend; Bulla sehr flach; Basioccipitale lateral tief ausgehöhlt, am vorderen Ende der Aushöhlung eine tiefe Grube. Nasalia sehr kurz und breit, Länge der Nasaliasutur

übertrifft die größte Breite beider Nasalia nur gering; Apertura nasi breit. Stirn sehr breit; Foramen spheno-palatinum sehr klein; Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale an der Bulla klar getrennt.

## II. Genus *Panthera*

Schädel flacher. Ectotympanicum der Bulla relativ klein, deutlich kleiner als Entotympanicum; Bulla gewölbt; Basisoccipitale lateral nur seicht ausgehöhlt.

A. Löwe: Vertex meist gegen das Bregma zu verlagert, hinter dem Schnittpunkt der Verbindungslinie der Postorbitalprocessenden mit der Sagittalnaht (= F). Entfernung Prosthion-Vertex meist größer als Entfernung Vertex-Opisthocranion (Gesichtsschädel sehr lang). Strecke Basion-F. unter 61 %, Strecke Basion-Vertex stets unter 53 % und Strecke Foramen sphenoideum-Foramen opticum stets unter 4,5 % der Basallänge. Schädel ziemlich flach, nur wenig gewölbt, Stirnpartie sehr flach, zwischen den Postorbitalprocessus mehr oder weniger stark eingesenkt. Nasalia enden meist etwas unterhalb oder etwa auf gleicher Höhe wie die Maxillaria oder reichen nur wenig darüber hinaus. Apertura nasi breit, nierenförmig. Foramen spheno-palatinum sehr groß. Loch der Praesphenoidrostrumspitze groß. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale an der Bulla meist deutlich durch eine Knochenbrücke getrennt. Hinterrand des Gaumendaches (Palatinum) meist als dreifacher Bogen mit dem mittleren als tiefstem, selten einfacher flacher Bogen. Lage der Nervenforamina: Foramen rotundum weiter vom Foramen sphenoideum entfernt als dieses vom Foramen opticum.

B. Tiger: Vertex meist vor oder in unmittelbarer Nachbarschaft von F. Entfernung Prosthion-Vertex meist kleiner oder etwa gleich wie Entfernung Vertex-Opisthocranion. Strecke Basion-F. über 58 % aber unter 66 %, Strecke Basion-Vertex nur sehr selten unter 53 % und Strecke For. sphenoideum-For. opticum nur sehr selten unter 4,5 % der Basallänge. Schädel gewölbt, Stirnpartie gleichmäßig gewölbt. Nasalia enden meist deutlich hinter den Maxillariaenden. Länge der Nasaliasutur über 1,5 mal größer als die Maximalbreite beider Nasalia. Apertura nasi meist schmal und hoch, herzförmig. Foramen spheno-palatinum mittelgroß bis klein. Loch der Praesphenoidrostrumspitze fehlend oder klein. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale meist nicht vollständig durch eine Knochenbrücke getrennt, oder wie eine Öffnung erscheinend. Fehlende oder sehr geringe Berührung zwischen Lacrimale und Jugale. Hinterrand des Gaumendaches meist mit aboral vorspringender Zunge in der Medianen, diese mit

kleiner Einkerbung; selten einfacher glatter Bogen. Lage der Nervenforamina: For. rotundum näher an For. sphenoidum als dieses an For. opticum.

C. Jaguar: For. sphenopalatinum groß, mittelgroß oder klein, Eingang in den Knochen meist etwas schräg. Loch der Praesphenoidrostrumspitze schmal, klein bis mittelgroß. Processus hamularis des Lacrimale meist sehr stark ausgebildet, Foramen in der Facies facialis des Lacrimale fehlt. Breite Berührung zwischen Jugale und Lacrimale. Hinterrand des Gaumendaches meist dreibogig, mit stärkerem Medianbogen zwischen zwei kleinen Spinae.

D. Leopard: Stirnpartie meist zwischen den Processus postorbitales abgeplattet, flach. Nasalia lang und relativ schmal; Länge der Nasaliasutur etwa 1,5 mal die Maximalbreite beider Nasalia. Foramen sphenopalatinum mittelgroß bis klein, Entfernung zum Foramen palatinum posterior gering. Horizontalplatte des Palatinums lang und niedrig. Loch der Praesphenoidrostrumspitze weit vorn unter dem Gaumendach, schmal und klein. For. stylomastoideum und Grube des Tympanohyale erscheinen fast stets als nur eine Einsenkung. Hinterrand des Gaumendaches ohne größere mediane Einbuchtung, meist mit ein oder zwei kleinen Spinae, dazwischen ein kleiner Bogen.

## 2. Unterkiefer

- Löwe: Unterseite meist konvex gewölbt, Ramus vor  $P_3$  niedriger als hinter  $M_1$ .
- Tiger: Unterseite meist konkav, Ramus vor  $P_3$  und hinter  $M_1$  etwa gleich hoch.
- Jaguar: Krümmung der Unterseite verschieden. Mediale Kontur der Ventralseite jedes Kieferastes am For. dentale lateral leicht nach außen abgelenkt. Ramus vor  $P_3$  niedriger als hinter  $M_1$ .
- Leopard: Unterseite verschieden, in der Mehrzahl konvex. Ramushöhe wie bei Löwe und Jaguar meist nach hinten leicht ansteigend.
- Irbis: Unterseite meist konvex, Ramus vor  $P_3$  mindestens ebenso hoch wie hinter  $M_1$ , oft etwas höher. Facies labialis und Processus coronoideus steil ansteigend.

### III. Teil: BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER ZÄHNE DER REZENTEN PANTHERINAE

(Auf Grundlage von K a b i t z s c h (1960), geändert und ergänzt)

Abkürzungen in der Bestimmungstafel (Taf. VII):

C = Cingulum, E = Ectoparastyl, H = Hypocon(id), M = Metacon, Par = Paraconid, Pr = Protocon(id), Ps = Parastyl, T = Talonid, O.K. = Oberkiefer-, U. K. = Unterkieferzähne.

#### 1. Unterkiefer

$M_1$

- Löwe: Talonid meist gut ausgebildetes Höckerchen, aborale Protoconidkante meist konvex erscheinend; Mulde eng, Kerbsattel liegt meist niedrig, buccaler Schmelzunterrand nach unten ausgebuchtet.
- Tiger: Talonid verlängerter Wulst, oft winziges Hypoconid durch Kerbe abgesetzt bzw. angedeutet, dabei aborale Protoconidkante meist konkav erscheinend; Protoconid schlank; Mulde weit, Kerbsattel liegt meist hoch; buccaler Schmelzunterrand ziemlich gerade.
- Jaguar: Talonid höckerartig, kann fehlen.
- Leopard: Talonid kleines Höckerchen; Schmelzrand buccal weiter Bogen.
- Irbis: Talonid relativ kräftig entwickeltes Höckerchen.

$P_4$

- Löwe: Protoconid kegelförmig, groß; Paraconid pyramidenförmig, meist gleichgroß wie Hypoconid; Hypoconid meist flaches Höckerchen, meist nur durch winzige Kerbe vom Cingulumwulst abgesondert.
- Tiger: Protoconid niedrig, erscheint leicht zusammengedrückt; Paraconid kuppenförmig, meist kleiner als Hypoconid; Hypoconid kuppenförmig.
- Jaguar: Paraconid nur kleine Verdickung, Hypoconid nur verdickt oder kuppenförmig tigerhaft.
- Leopard: Protoconid schlank, Paraconid und Hypoconid ähnlich wie bei Löwen- $P_4$ .
- Irbis: Protoconid breit, niedrig; Paraconid und Hypoconid klein, letzteres nur wenig vom Cingulumwulst abgesetzt.

$P_3$

- Löwe: Paraconid kräftig, kuppenförmig ausgebildetes Höckerchen; Hypoconid kegelförmig, kleiner als Paraconid; Schmelzrand aboral zu kleinem Wulst verdickt, Talonid dadurch verlängert.

- Tiger: Protoconid mit breitem Ansatz; Paraconid klein, kann fehlen oder nur verdickt sein; Hypoconid schwach entwickelt.
- Jaguar: Paraconid fehlt, klein oder nur verdickt; Hypoconid kleines abgerundetes Höckerchen.
- Leopard: Ähnlich Löwen-P<sub>3</sub>, Protoconid etwas schwächer ausgebildet, Hypoconid klein, Talonid etwas kürzer als bei Löwe.
- Irbis: Protoconid mit breitem Ansatz, niedrig; Paraconid klein; Hypoconid nur angedeutet, vom Cingulum kaum abgesetzt.

#### C mand.

- Löwe: Konkave Krümmung beginnt etwas über der Schmelzbasis.
- Tiger: Konkave Krümmung beginnt am Schmelzrand.
- Jaguar: Konkave Krümmung beginnt etwa in Kronenmitte.
- Leopard: Relativ sehr schlank; konkave Krümmung beginnt etwa in Kronenmitte.
- Irbis: Weniger komprimiert, Querschnitt runder als beim Leoparden-canin.

#### I<sub>3</sub>

- Löwe: Orale Zahnfläche rundlich; Nebenzacke etwas distalwärts verschoben, Einschnitt deutlich.
- Tiger: Facialseite mit mehr dreieckigem Umriß; Nebenzacke in gleicher Höhe mit der Oralseite, Einschnitt kurz oder nur angedeutet.
- Jaguar: Nebenzacke oral, Einschnitt lang.
- Leopard: Ähnlich Löwen-I<sub>3</sub>.
- Irbis: Nebenzacke etwas tiefer als bei Leoparden-I<sub>3</sub>.

#### I<sub>2</sub>

- Löwe: Nebenzacke angedeutet, distalwärts verschoben; Schneide kuppenförmig.
- Tiger: Schneide kantig; dicker als Löwen-I<sub>2</sub>.
- Jaguar: Nebenzacke leicht distalwärts verschoben.
- Leopard: Ähnlich Löwen-I<sub>2</sub>.
- Irbis: Schneide rund.

#### I<sub>1</sub>

- Löwe: Nebenzacke nur angedeutet.
- Tiger: Nebenzacke vollständig mit Hauptstück verschmolzen; Krone bedeutend breiter als Basis.
- Jaguar: Keine Nebenzacke.
- Leopard: Ähnlich Löwen-I<sub>1</sub>, keine Nebenzacke.
- Irbis: Ähnlich Leoparden-I<sub>1</sub>.



## 2. Oberkiefer

M<sup>1</sup>

Keine deutlichen Unterscheidungsmerkmale zwischen den Arten.

P<sup>4</sup>

Löwe: Protocon groß und breit; lingual ausgeprägte Schmelzleiste von Protoconspitze zu Deuterocon; Deuterocon nicht weit vom Parastyl entfernt; Parastyl kuppen- oder kegelförmig; Ektoparastyl fehlt oder nur schwach angedeutet; Metacon aboral halbkugelig verdickt.

Tiger: Protocon komprimiert, Kuppe spitz; lingual von Protoconspitze zum Deuterocon verlaufende Schmelzleiste nur wenig abgehoben; Deuterocon weit vom Parastyl entfernt, groß; Parastyl meistens kantig, selten mit kleiner Spitze; Ektoparastyl meist stark, fehlt nur selten; Metacon schlank.

Jaguar: Deuterocon, Parastyl und Metacon ähnlich Tiger-P<sup>4</sup>; Ektoparastyl nur leicht angedeutet; Kerben häufig zu kleinen Spalten und Mulden vergrößert.

Leopard: Deuterocon lagemäßig ähnlich Tiger-P<sup>4</sup>; Parastyl und Metacon ähnlich Löwen-P<sup>4</sup>; Ektoparastyl unterschiedlich stark entwickelt, schwach oder fehlend.

Irbis: Protocon mit breitem Ansatz, sehr niedrig, lang; Kerbe zwischen Protocon und Metacon buccal zu starker muldenförmiger Ausbuchtung erweitert; Ektoparastyl angedeutet oder fehlend.

P<sup>3</sup>

Löwe: Parastyl meist kleines Höckerchen lingualwärts in der Verlängerung der oralen Protoconkante; Hypocon ausgeprägtes Höckerchen.

Tiger: Protocon niedrig, breit aufsitzend; Parastyl kleine abgerundete Zacke; Hypocon kleine abgerundete Zacke; Cingulumwulst höckerartig.

Jaguar: Parastyl Spitzchen in oraler Richtung; Hypocon kleine abgerundete Zacke.

Leopard: Parastyl verschieden ausgebildet, kann fehlen; Hypocon kleines Höckerchen.

Irbis: Sehr hoch im Verhältnis zur Länge; Parastyl nur winzige Kuppe, stark lingual verschoben.

P<sup>2</sup>

Keine deutlichen Unterscheidungsmerkmale zwischen den Arten; bei Löwe mehr rundlich, bei Tiger, Jaguar, Leopard und Irbis mehr oval.

## C max.

Löwe: Querschnitt rundlich-oval; mediale Rinnen kurz und tief.

Tiger: Querschnitt mehr rundlich; mediale Rinnen lang und flach.

Jaguar: Querschnitt rundlich-oval; Rinnen tief, zur diastemalen Seite hin länger als oral.

Leopard: Ähnlich Jaguar-C, schlanker.

Irbis: Weniger komprimiert, Querschnitt runder als bei Leoparden-C.

I<sup>3</sup>

Keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten; bei Tiger, Jaguar und Leopard verdickt sich die mediale Zahnfläche an der Umbiegungsstelle zu einem Höckerchen, beim Löwen dort höchstens verdickte Stelle. Der Irbiszahn ist an der Basis sehr schmal.

I<sup>2</sup>

Löwe: Faciale Schneidefläche oval; lingualer Zahnsockel zu zwei kleinen Höckern verstärkt.

Tiger: Faciale Schneidefläche rundlich; lingualer Zahnsockel zu meist einem Höcker verstärkt.

Jaguar: Faciale Schneidefläche oval; lingualer Sockelrand in der Mitte eingekerbt.

Leopard: Ähnlich Tiger-I<sup>2</sup>, lingual ein oder zwei Höckerchen.

Irbis: Krone sehr schmal, lingual ein oder zwei Höckerchen.

I<sup>1</sup>

Verkleinerte I<sup>2</sup>.

## B

### **DIE VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSE ZWISCHEN DEN REZENTEN ARTEN UND IHR PHYLOGENETISCHER ZUSAMMEN- HANG NACH VERGLEICHENDER BETRACHTUNG DER ARTEN**

#### **1. Vergleich morphologischer und anatomischer Merkmale**

Der Merkmalsvergleich der einzelnen Arten, auf Grund dessen die Verwandtschaftsbeziehungen herausgestellt werden sollen, sei mit den morphologisch-anatomischen Merkmalen begonnen, da jene die am leichtesten zugänglichen und am klarsten zu erkennenden und zu vergleichenden sind, damit also auch für die Artkennzeichnung die wichtigsten und ausschlaggebenden, und für deren Untersuchung das meiste Material zur Erkennung der Variationsbreite zur Verfügung steht.

##### a) Die Fellzeichnung

Das auffälligste morphologische Merkmal der Pantherkatzen ist zweifelsohne die Fellzeichnung, die bei den einzelnen Arten starke Unterschiede aufweist (Taf. VIII, Fig. 25—30). Grundelemente der Musterung sind Ring- bzw. Rosettenflecke verschiedener Ausprägung. Beim Leoparden sind sie weitgehend indifferent gestaltet, in der Größe sehr variabel, meist aber im Verhältnis zu den anderen Arten klein. Der von der Rosette umschlossene Hof ist gleichmäßig gefärbt, meist etwas dunkler als die Grundfarbe des Felles, und kann bei manchen Unterarten kleine dunkle Punkte besitzen. Diese Innenflecken in den Rosetten sind beim Jaguar fast stets zu finden, desgl. oft auch beim Irbis. Die Rosetten des ersteren sind meist länglicheckig gestaltet, letztere können verschiedene Gestalt besitzen, sind aber meist ebenfalls etwas in die Länge gestreckt.

Rosetten finden sich auch beim Löwen; sie sind bei ihm im Jugendkleid gut sichtbar, während sie später ganz oder fast ganz verblassen und verschwinden. Auch sie sind meist etwas in die Länge gezogen, im Gegensatz zu den anderen Arten aber in zum Körper querer Richtung. Nur sehr selten haben sie einen Innenfleck wie bei Jaguar und manchen Leoparden. Sie können zu Querreihen zusammentreten und sich auch zu Ketten oder Streifen vereinigen (Schneider, 1953). In deutlichen Querreihen angeordnet können in entsprechender Weise manchmal die Rosetten des Leoparden stehen; nur sind jene nie zu Ketten verschmolzen und nicht so stark in die Länge gezogen.

Das Tigerfell dagegen besitzt keine ausgesprochenen Flecken mehr, sondern verschieden lange Querstreifen, die aber in ihrer Entstehung ebenfalls auf Rosetten zurückzuführen sind, wie wir unten sehen werden.

Mit dem Fellmuster der Feliden beschäftigt sich eingehend eine große Arbeit von Weigel (1961). Es wird darin dargelegt, daß sich das Muster aller Arten der Gattung *Panthera* zwanglos von dem des Leoparden ableiten ließe. Diese Feststellung ist insofern nicht in ihrem ganzen Umfang richtig, als gerade der Leopard normalerweise die verhältnismäßig kleinsten Flecken aufweist, die Ursprungsart aber größere Flecken mit weiteren Zwischenräumen besessen haben muß, wie es bei der Untersuchung der Irbiszeichnung deutlich wird. Für diesen stellt Weigel fest, daß er in mancher Hinsicht eine vermittelnde Stellung zwischen *Felinae* und *Pantherinae* einnimmt und sein Muster in verschiedenen Merkmalen dem von Puma und Langschwanzkatze ähnelt, er also eine ursprüngliche Fellmusterung besitzt.

Auch der von Weigel gefundene Grundtyp der Felidenmusterung hat etwa die Fleckenzahl des Irbis und jedenfalls größere und weit weniger Flecken als der Leopard, wenn auch gerade bei letzterem der Durchmesser der Rosetten unterartmäßig sehr stark variieren kann. Er ist demnach als bereits mehr oder weniger abgeleiteter Typ anzusehen. Seine Rosettenflecken sind gestaltungsmäßig durch ihre Indifferenz jedoch noch weitgehend ursprünglich. In diesem rein gestaltlichen Sinne kann also die Ansicht Weigels, die Muster der Arten Jaguar, Löwe und Tiger seien ohne weiteres vom Leopardenmuster abzuleiten, beschränkte Gültigkeit besitzen.

Die Tigerzeichnung leitet Weigel, wie auch schon weniger ausführlich Pocock (1907), über die Zwischenstufe der Junglöwenzeichnung von der Leopardenzeichnung ab: „Manche Junglöwen lassen deutlich ein verblaßtes Leopardenmuster erkennen. Aus diesem entsteht einerseits im Alter das fast ungezeichnete Kleid des erwachsenen Löwen, andererseits kann man sich eine Weiterentwicklung zur Tigerstreifung durch Bilden kurzer Querketten und Verstärken der Kettenränder denken.“ „Der Tiger bildet das bei stark gemusterten Löwenjungen sichtbare Muster zu Schleifen, Querstreifen und Doppellinien weiter. Im Grunde kann man das Tigermuster als ein nigristisches Junglöwenmuster auffassen. Bei ihm sind die Außenränder der Querketten der Junglöwen verbreitert, wodurch langgestreckte Schleifen entstehen, die in Doppelstreifen zerfallen können.“

Daß diese Ableitung der Tigerstreifung vom Löwenmuster nicht stichhaltig ist, wird nun im Folgenden zu zeigen sein.

Wir müssen dazu zuerst einige Faktoren, die die Musterung des Felidenfelles allgemein beeinflussen können, herausarbeiten. Da wäre in erster Linie die Tendenz zur Bildung von größeren Musterungsflächen aus Rosettenflecken zu erwähnen, die bei sämtlichen ursprünglich rosettenfleckigen Gruppen in verschiedener Weise sich auswirkt. Bei Kleinkatzen entstehen dabei Längs- und Querbänder, oder auch große Musterflächen wie bei *Pardofelis* und *Neofelis* (Taf. VIII, Fig. 31). Bei den Pantherkatzen ist ein Verschmelzen zweier oder dreier Rosetten öfter beim Irbis zu finden, eben-

so beim Jaguar, seltener beim Leoparden. Beim Löwen können, wie oben bereits gesagt, mehrere Flecken zu einem Querband zusammentreten. Aus dieser Tendenz läßt sich auch die Tigerstreifung, wie wir unten sehen werden, z. T. ableiten.

Eine entsprechende Tendenz betrifft das Zusammenfließen von Solidflecken zu Streifen, das sich in großem Umfang bei den Kleinkatzen findet, aber auch bei den Pantherkatzen verwirklicht ist. So können die Solidflecken in der Halsregion von Löwe, Leopard und Jaguar zu mehr oder weniger dünnen Querstreifen zusammentreten („Halsbänder“ bei Leoparden und Jaguaren) (Taf. VIII, Fig. 32). Darauf sind auch die dünnen Einzelstreifen des Tigers in der Halsregion und an anderen Körperstellen, an denen bei den anderen Arten ebenfalls keine Rosetten, sondern nur Solidflecken stehen, zurückzuführen.

Dann läßt sich bei manchen Arten noch eine dritte solche Tendenz feststellen, die sich besonders stark auf komplexe Musterungselemente aus zusammengeflochtenen Rosetten auswirkt, nämlich die Tendenz, die vorderen Kettenränder dieser Musterflächen aufzulösen, die hinteren in der Stärke dagegen zu erhalten oder gar zu verstärken. Wir finden das in ausgeprägter Form z. B. beim Nebelparder (Taf. VIII, Fig. 31), genauso aber auch bei verschiedenen Jaguaren und manchen Löwen-Tiger-Bastarden unter den *Pantherinae*. Diese Tendenz ist es auch, die die Auflösung der Doppelstreifen des Tigers zu Schleifen und durch teilweise oder ganze Auflösung des vorderen Randes zu einfachen Streifen bewirkt. Bei den Fleckenketten junger Löwen kann die Auswirkung einer derartigen Tendenz im Gegensatz dazu nicht gefunden werden.

Als letzte dieser Tendenzen sei die Streckungstendenz angeführt, die ebenfalls bei vielen Arten auftritt und das Zusammenfließen von Flecken zu Querstreifen erst ermöglicht. Sie ist sowohl beim Löwen als auch beim Tiger zu finden, weist bei diesen beiden Arten doch aber beträchtliche Unterschiede auf. Beim Löwen werden die Rosettenflecken einfach mehr oder weniger stark in die Länge gezogen, ohne ihre Grundgestalt sonderlich zu verändern, beim Tiger werden sie auf beiden Seiten zu langen Spitzen ausgezogen. Außerdem wirkt sich diese Streckungstendenz beim Tiger auch auf sämtliche Solidflecken aus, was besonders in der Kopfzeichnung (siehe unten!) und am Bauch deutlich wird.

Wichtige Anhaltspunkte für die Richtigkeit der Annahme einer genetischen Verschiedenheit von Löwen- und Tigerzeichnung liefert der von Leyhausen (1950) bereits beschriebene weibliche Bastard von Löwe und Inselftigerin und seine Rückkreuzung mit Löwen in der ersten und zweiten Generation (Leyhausen, 1950 und Kemna, 1953). Die Löwentigerin „Saida“ zeigte dabei ein recht tigerähnliches Muster mit stark in die Länge gezogenen Flecken bzw. Querstreifen. Aus der Rückkreuzung der ersten Generation mit einem Löwen ging die ebenfalls weibliche „Cäsarina“ hervor. Diese besaß recht ursprünglich erscheinende große Rosettenflecken, sehr stark verblaßt, die meist in die Länge gezogen waren und die Leyhausen, abgesehen von der Richtung der Streckung der Ro-

setzen, mit Jaguarflecken vergleicht, welch letzteres jedoch nach eigener Untersuchung des betreffenden Felles kaum zutreffend ist; die Rosetten ähneln vielmehr enorm vergrößerten Löwenflecken.

Die Rückkreuzung der zweiten Generation, „Cäsarina“ mit einem Löwen, ergab mehrere Jungtiere, die sehr anfällig waren und meist rasch starben (K e m n a, 1953). Deren Musterbild entsprach nun aber wieder ganz dem junger Löwen, mit gestreckten und z. T. zu Querketten verschmolzenen Rosetten. Selbst die Gesichtsmaske stimmte genau mit der von S c h n e i d e r (1953) für junge Löwen beschriebenen überein.

Die Zeichnung „Saida's“ ist ihrer Gesamterscheinung nach unzweifelhaft durch die verstärkte Einwirkung der (dominanten) Tigergene geprägt, die Zeichnung der Rückkreuzungen der zweiten Generation ebenso unzweifelhaft allein durch die Wirkung der Löwenzeichnungsgene. Bei „Cäsarina“ entspricht die Art, wie die Flecken ausgestaltet und etwas in die Länge gestreckt sind, der Streckungstendenz des Löwen und zeigt nicht den geringsten Anklang an die des Tigers. Daß diese Rosetten trotzdem anders als Löwenrosetten erscheinen, ist auf ihre relative Größe zurückzuführen. So stellt L e y h a u s e n bereits fest, daß der Rosettendurchmesser sich zur Rumpflänge bei „Cäsarina“ etwa wie 1:9, bei Junglöwen aber wie 1:13 verhält und daß von der Mittellinie des Rückens bis zum Beginn der kleineren Bauchflecken bei letzteren etwa 5, bei „Cäsarina“ dagegen nur 3 Fleckenreihen übereinander stehen. Diese letztere Zahl entspricht nun genau der des Tigers, wie anschließend gezeigt werden wird.

Für die Ausbildung der großen Rosettenflecken bei dieser Kreuzungsreihe ist also ein genetisches Schema (ohne daß dabei das Geringste darüber gesagt werden kann, ob es sich um Einzelgene oder um genetisch komplexe Strukturen handelt; die Kennzeichnung eines „Genbestandes“ auf Taf. IX, Fig. 33 ist vielmehr als Modell anzusehen) der Art anzunehmen, wie es auf Taf. IX, Fig. 33 dargestellt ist (S = Streckungstendenz, G (g) = Rosettengröße bzw. -zahl, T = Tiger, L = Löwe). GT muß dabei dominant über gL sein, da „Cäsarina“ gL besitzen muß, aber die Fleckenzahl nach GT geprägt ist. Über die Dominanzverhältnisse von ST zu S(s?)L kann nach dieser Kreuzung nichts Sicheres ausgesagt werden, da bei „Saida“ in dieser Hinsicht auch intermediärer Charakter vorliegen kann, der dann durch die sowieso auswirkungsmäßig stärkere Streckungstendenz des Tigers nur nicht zum Ausdruck käme.

Es läßt sich daraus, zusammen mit dem oben gefundenen Unterschied in der Auflösungstendenz, erkennen, daß die Zeichnungen von Löwe und Tiger, so ähnlich sie bei manchen Exemplaren auch oberflächlich aussehen mögen, auf ganz verschiedenen genetischen Voraussetzungen beruhen. Die Löwenzeichnung stellt somit keine Zwischenstufe zu Tigerzeichnung dar, sondern vertritt eine eigene Entwicklungsrichtung. Es liegt hier der Fall vor, den W e i g e l von verschiedenen Feliden anführt, nämlich, „daß nächstverwandte Arten oder Gattungen bei Formen oft ganz verschiedener Lebensräume immer wieder gleichartig gegenüber dem Ausgangstyp abändern“. Diese Gleichartigkeit ist hier sogar nur eine scheinbare, indem

etwa gleiche Ausbildungsrichtung auf verschiedenen Wegen erreicht wird.

Um die Entstehung der Tigerstreifung aus Rosettenflecken verstehen zu können, müssen wir uns genau mit ihrer Zusammensetzung befassen. Bei Exemplaren, bei denen die Streifen noch nicht über die ganze Körperseite ziehen, sondern aus kürzeren Doppelstreifen oder langgezogenen Rosetten bestehen, fällt auf, daß diese kurzen Streifen an jeder Körperseite immer in Dreizahl etwas versetzt übereinander stehen, was schon P o c o c k (1907) bemerkte, um zu einheitlichen Streifen verschmelzen zu können oder bereits z. T. verschmolzen zu sein. Darunter befindet sich am Bauch normalerweise je ein weiterer Solidfleck oder kurzer Solidstreif, darüber ebenfalls je ein kurzer Fleck oder Streif der Rückenmitte. Diese Anzahl von normalerweise 3 übereinanderstehenden Fleckenreihen zwischen den kleinen Bauchflecken und den Flecken der Rückenmitte entspricht der Fleckenanzahl des Irbis, dessen Zeichnung in dieser Hinsicht wie oben ausgeführt dem Urtyp der *Pantherinae* nahekommt.

Es folgt daraus sowohl, daß die kurzen Tigerstreifen mit Innenhof von nur je einer Rosette abzuleiten sind und nicht vom Zusammenschluß mehrerer Rosetten, wie W e i g e l meint, als auch, daß der Tiger seiner Musterbildung nach früher von dem gemeinsamen Stamm der *Panthera*-Arten abzweigte, als diese eine Vermehrung der Rosettenfleckenanzahl erfuhren, wie wir sie bei Löwe, Leopard und Jaguar antreffen. Auf den relativ ursprünglichen Zustand der Rosetten, von denen die Tigerstreifung abzuleiten ist, weist auch hin, daß diese noch mehr geschlossene Ränder haben und noch nicht derartig in Einzelflecken aufgelöst sind wie bei den anderen drei Arten.

Taf. IX, Fig. 34 stellt die einzelnen Stufen dar, über die die phyletische Genese der Tigerstreifung verstanden werden kann. Dabei sind lediglich die Stadien 1 und 2 hypothetisch; die übrigen sind nach an verschiedenen Tigern gefundenen Musterteilen gezeichnet (z. T. nach Abbildungen bei P o c o c k, 1929). Dabei können an einem Individuum nebeneinander Streifen von zwei oder drei benachbarten Ableitungsstadien auftreten, also z. B. Streifen der Stadien 5 bis 7 oder 3 bis 4.

Die einzelnen Stufen sind dann etwa wie folgt zu verstehen:

1. Ausgangsform sind große Rosettenflecken, die, von denen des Bauches und der Rückenmitte abgesehen, in drei Reihen etwa übereinander stehen.
2. Auf diese Rosetten wirkt sich zunächst schwach eine allgemeine Streckungstendenz aus.
3. Die Ringe werden stärker gestreckt und die Ränder bereits z. T. aufgelöst. Sie treten jeweils etwas verschoben in Kettenform dicht neben- bzw. übereinander.
4. Die nun stark gestreckten Flecken treten z. T. zu Streifen zusammen.
5. Vollständige Verschmelzung zu Streifen oder längen Schleifen.
6. und 7. Auswirkung der Tendenz zur Auflösung der vorderen Kettenränder; durch nur teilweise Auflösung oben und unten Entstehung unzusammenhängender Doppelstreifen über die ganze Körperseite.

Die kurzen Streifen am Bauch und an der Rückenmitte bleiben meistens

ohne Zusammenhang mit den großen Streifen oder bleiben wenigstens durch nur teilweise Verschmelzung noch deutlich.

Für die Ähnlichkeitsverhältnisse der anderen Arten ist folgendes zu finden: Der Leopardenzeichnung gleicht am meisten die des Jaguars, ebenso die des Junglöwen. Die schon oben behandelte Fleckenanzahl beträgt zwischen Rücken- und Bauchmitte bei Irbis und Tiger normal 5 (bei Irbis auch 5—6) (= mit den kleineren Bauchflecken und denen in Rückenmitte; ohne sie, wie beschrieben, 3), bei Löwe, Leopard und Jaguar mindestens 7, beim Leoparden bis zu 11. Diesen Unterschied in der Fleckenzahl zwischen Jaguar und normalgefleckten Leoparden stellte bereits Cuvier (1809) fest.

Der Irbis steht mit seinem Muster der Gattung *Panthera* etwas ferner. Nach Weigel läßt sein Muster Anklänge an den Puma erkennen. Er zeigt jedoch „wie Leopardenjunge einen weißen Ohrfleck, gefleckte Wangen und im Gegensatz zu Puma, Leopard und Jaguar drei Längsstreifen am Rücken“. Längsstreifen aus langgezogenen Solidflecken treten jedoch, meist als Doppelreihen, manchmal beim Jaguar auch als Einzelreihe, die außen je von einer weiteren Fleckenreihe (Rosetten) begleitet werden, auch auf dem Hinterrücken bei Jaguaren und weniger ausgeprägt bei Leoparden (Taf. IX, Fig. 35) auf. Nach vorne zu werden diese Doppelreihen meist durch eine einfache Fleckenreihe auf der Rückenmitte bis zwischen die Schultern fortgesetzt. Im Vergleich mit der Rückenzeichnung aus ungeordnet gestellten Rosetten, wie sie öfters beim Leoparden, aber auch bei verschiedenen Jaguaren zu finden ist, ist die Zeichnung aus Langfleckenreihen auf dem Hinterrücken als ursprünglich anzusehen (vergl. auch die Ausbildung beim Nebelparder, Taf. IX, Fig. 36). Daß die Rückenflecken bei Tiger und Löwe, wie Pocock (1907) feststellt, dagegen nicht in longitudinalen Reihen angeordnet sind, sondern auf der Rückenmedianen sich von links und rechts treffend eine Serie von  $\Lambda$ -förmigen Figuren bilden, ist einfach auf die beiden Arten unabhängig eigentümliche Querstreckung der Rosetten zurückzuführen.

Am Schluß sei noch kurz bemerkt, daß die Zeichnung und Färbung der Pantherkatzen kaum Selektionswert als „Schutzfarbe“ zur „Somatolyse“ besitzt, wie Boetticher (1941) für Löwe und Leopard annimmt, Rother (1905) aber schon für den Löwen nicht anerkennt. Allgemeinbeweis dafür liefert die Ausbreitung der weißen Mutante des Tigers in manchen Distrikten, die den Träger an sich sehr auffällig werden läßt, ihm aber offensichtlich keinen Selektionsnachteil bietet (Robinson; 1927).

## Ergebnis:

Die Untersuchung des Fellmusters zeigt eine deutliche Abgrenzung der Gattung *Panthera* gegen die Gattung *Uncia*. Innerhalb der ersteren nimmt der Leopard gewissermaßen eine Mittelstellung ein, indem seine Rosettenflecken gestaltlich, nicht zahlenmäßig, am ursprünglichsten erscheinen. Am nächsten kommen ihm Jaguar und Löwe. Der Tiger steht diesen drei



Arten, die eine zusammengehörige Abteilung bilden, isoliert gegenüber. Seine Streifung ist auf eine einfache Rosettenfleckung zurückzuführen, die der des Irbis nahesteht. Als Ursprungszeichnung der ganzen Gruppe sind relativ große und einfache Rosettenflecke anzusehen (Taf. X, Fig. 37). Der Irbis zeigt dabei das primitivste Muster; stammesgeschichtlich früher als die anderen *Panthera*-Arten muß auch der Tiger abgezweigt sein.

### b) Die Stirnzeichnung

Die Kopfzeichnung der Feliden stellt einen eigenen Musterungskomplex dar, der von der allgemeinen Fellzeichnung weitgehend unabhängig ist. Im Anschluß an die Behandlung letzterer sei daher nun die Kopfzeichnung, speziell die Musterung der Stirn, die „Schädeldachzeichnung“ Leyhausen (1950), untersucht. Diese Zeichnung ist bei Weigel (1961) nur summarisch für die einzelnen Arten beschrieben, ohne nähere Analyse.

Als Ausgangspunkt für die Betrachtung kann der große Überaugenfleck dienen, der bei allen Arten vorhanden ist und als länglicher Fleck etwas über dem inneren Augenwinkel beginnt (vergl. dazu Taf. I, Fig. 4—6 und Taf. II, Fig. 9). In seinem etwas helleren Kern stehen einige lange Tasthaare. Über ihm schließt eine bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger gut erkennbare Reihe meist größerer Flecken an, die sich über die ganze Stirn nach oben bzw. hinten hinwegzieht. Über dem Überaugenfleck biegt diese Fleckenreihe um ihn herum nach innen aus, um in einer Reihe kleinerer Flecken auf die Nasenwurzel herunter fortgesetzt zu werden und sich dort in flachem Bogen meist mit der entsprechenden Reihe der anderen Seite zu vereinigen.

Neben dieser starken Fleckenreihe liegt gegen die Mittellinie der Stirn zu eine weitere Fleckenreihe aus kleineren Flecken, die in der Nähe des oberen Endes des Überaugenflecks meist an die dort ausbiegende erste Reihe den Anschluß findet, aber auch noch mehr oder weniger deutlich auf die Nasenwurzel herunter fortgesetzt wird. Dazu kommt je noch eine kleine innerste Reihe, die jedoch meist bis zur Unkenntlichkeit aufgelöst ist. Diese Fleckenreihen stellen die Hauptelemente der Stirnzeichnung dar.

Beim Löwen tritt diese Zeichnung, wie schon von Pocock (1907) beschrieben, noch im Jugendstadium auf, ist aber oft mehr oder weniger verwaschen (vergl. z. B. die Abbildungen bei Schneider [1953] und Adamson [1960 und 1962]). Die beiden Hauptfleckenreihen über den Überaugenflecken treten deutlich hervor, dann folgt eine etwas hellere Zone, die inneren Fleckenreihen sind etwas aufgelöst. Dadurch, daß die Mittellinie nicht mehr deutlich zum Vorschein kommt, kann man die Musterung auch als zweizeilig ansehen, wie es Leyhausen (1950) tut. Weitere seitliche Flecken an der Stirn treten beim Löwen nur undeutlich hervor, im Gegensatz zu Leopard und Jaguar. Sekundär treten, besonders im oberen Bereich der Stirnzeichnung, die Flecken oft zu dünnen Längsstreifen zusammen;

dies meist vor endgültigem Verschwinden dieser Zeichnung bei älteren Jungen.

Die sog. Zweizeiligkeit ist bei Leopard und Jaguar noch stärker ausgeprägt, scheinen doch oft die innen wie außen an diese Zeilen aus meist größeren, oft auch sehr unregelmäßig stehenden Flecken anschließenden Flecken völlig regellos angeordnet zu sein, so daß lediglich die beiden Hauptreihen hervortreten. Die Ausprägung dieses Musters variiert individuell sehr stark. So sind bei manchen Exemplaren mit großer Deutlichkeit auch die inneren Fleckenreihen zu erkennen, während bei anderen oft selbst die beiden Hauptreihen fast ganz in der allgemeinen Auflösung zur Unregelmäßigkeit verschwinden. Die dabei etwa normalerweise gültige Anordnung ist am besten aus Taf. XI, Fig. 38 zu entnehmen, wie auch diese schematische Abbildung die normale Anordnung des Musters für sämtliche Arten weit besser zeigen kann als jede Beschreibung.

Wie auf dieser Zeichnung gezeigt wird, lassen sich die Stirnmuster von Leopard und Jaguar sowie wohl auch des Löwen auf einen gemeinsamen Ausgangstyp (II) zurückführen, aus dem sie sich ohne größere Veränderungen entwickelt haben können. Bei diesem Typ ist die Fleckenreihe über dem Überaugenfleck deutlich von den umgebenden Flecken abgehoben und auch die innere Reihe ist gut zu erkennen. Daneben ist eine Anzahl weiterer Flecken — beim jungen Löwen normalerweise weniger — diffus außerhalb dieser Zeichnungselemente verteilt.

Eine ganz andere Ausbildung besitzt die Kopfzeichnung des Tigers. Das Prinzip der Streifung, das die allgemeine Fellzeichnung beherrscht, dominiert auch hier. Die Musterung scheint von der Mittellinie der Stirn auszugehen, wobei der Überaugenfleck in typischer Weise umrahmt wird. Die fast von der Mittellinie aus nach den Seiten ziehenden kürzeren oder längeren Querstreifen, die über ihm folgen, sind als die in die Breite gezogenen Flecken der dort bei den anderen Arten verlaufenden Hauptfleckenreihen aufzufassen. Bei Individuen, bei denen die Streifen der Fellzeichnung ziemlich kurz sind, sind auch diese Flecken nur wenig verbreitert und werden in gleichem Maße länger wie die Streifen der Körperseiten.

Die inneren Reihen aus kleineren Flecken sind bei der Tigerzeichnung sehr stark nach innen gedrängt und verschmelzen fast auf der Mittellinie. Erst in Nähe des Überaugenflecks weiten sich diese Reihen wieder aus; entfernen sich voneinander, um oft als aus Einzelflecken verschmolzene Längsstreifen auf die Nasenwurzel herabzuziehen. Die Variationsbreite ist hierbei sehr groß.

Fig. 38 zeigt, wie sich dieser Typ über eine Zwischenstufe (III) auf einen Musterungsurtyp (I) zurückführen läßt. Dieser Urtyp entspricht, als ausgezeichnete Bestätigung der theoretischen Ableitung, fast genau der Stirnzeichnung des adulten Nebelparders (Hemmer, 1964a), der eine Zwischenstellung zwischen *Felinae* und *Pantherinae* einnimmt.

An diesen Typ schließt auch direkt der Ausgangstyp der drei zuerst behandelten Arten an, sowie der Musterungstyp des Irbis. Bei letzterem ist besonders stark und auffallend die Umrahmung des Überaugenfleckes aus-

geprägt, die sich in gleicher Weise, aber geringerer Deutlichkeit allerdings auch bei den anderen Arten findet. Die innere Fleckenreihe ist in ihrem oberen Teil beim Irbis meist stärker aufgelöst, während ihr Anschluß an die äußere Fleckenreihe nahe des Überaugenflecks sehr deutlich gebildet ist. Sämtliche Flecken, auch die Hauptreihen, erscheinen etwas kleiner als die entsprechenden der anderen Arten. Häufig stehen die Flecken der Stirnzeichnung mehr in Querreihen, so daß die Längsordnung nur schwer zu erkennen ist.

In den Komplex Kopfzeichnung fällt außer der Musterung der Stirn ein vom hinteren Augenrand wegziehender Streif, der vollkommen in Einzelpunkte aufgelöst ist, oft bis zum gänzlichen Verschwinden. Am besten ist er im Genus *Panthera* oft noch bei jungen Löwen ausgebildet; beim Irbis ist er normalerweise durch z. T. angedeuteten Zusammenhang der etwas längs gestreckten Flecken sehr deutlich.

Pocock (1907) gibt für den Junglöwen als tigrines Merkmal einen hellen („weißen“) Bereich über jedem Auge an. Dieses Merkmal ist jedoch als Trennkriterium nicht geeignet, da es einerseits beim Löwen deutlicher nur im Jugendzustand, später höchstens als helle Umrahmung des Überaugenflecks, andererseits aber in dieser Form (leichte Aufhellung am Überaugenfleck) auch bei adulten Leoparden und Jaguaren auftreten kann (völlig weiß nur beim Tiger möglich).

Ebenfalls zur Kopfzeichnung gehört die Zeichnung des Mundwinkels aus Ober- und Unterlippenfleck, die bei den besprochenen Arten ebenfalls sehr stark variiert, stark ausgeprägt sein bis teilweise oder auch ganz fehlen kann. Am stärksten zeigt sich diese Zeichnung normalerweise bei Leopard und Jaguar.

## Ergebnis:

Nach der Stirnzeichnung sind die *Pantherinae* in drei Abteilungen zu gliedern, deren eine die Arten Löwe, Leopard und Jaguar umfaßt, wobei die beiden letzteren besonders eng zusammenzuschließen sind, während die anderen Abteilungen nur je eine Art enthalten, nämlich Tiger bzw. Irbis. Diese Gruppen lassen sich auf einen gemeinsamen Urtyp der Stirnzeichnung zurückführen. In den von diesem abzuleitenden Zweigen führte der Weg einerseits zur teilweisen Musterauflösung und Umbildung (Irbis), andererseits zur starken Fleckenverbreiterung (Tiger) und zur zahlenmäßig starken Fleckenvermehrung und stärkerer Auflösung bzw. Verwischung des Musterbildes. Dieser letzte Typ erfuhr nochmals eine Aufspaltung in die nur geringfügig voneinander abweichenden Zeichnungen einerseits des Löwen, andererseits von Leopard und Jaguar.

### c) Die Fellfärbung

Die Färbung des Felles ist ein Merkmal, das bei der vergleichenden Betrachtung einer Tiergruppe auf Grund seiner starken Variabilität nur mit größtem Vorbehalt herangezogen werden kann. Wirklichen Wert kann es höchstens bei der Untersuchung sehr nahe verwandter Arten bekommen, da hier die genetische, nicht nur modifikatorische Ausdifferenzierung bei den einzelnen Formen meist noch nicht soweit fortgeschritten ist, um nicht vielleicht noch verwandtschaftliche Beziehungen erkennen zu lassen. Wir dürfen daher versuchen, für die Gattung *Panthera* die Fellfärbung mit als Kriterium der Stellung der Arten zueinander heranzuziehen.

Die Fellfärbung der behandelten Arten ist wohl recht variabel, läßt sich aber wenigstens für jede der Arten in eine bestimmte Farbrichtung zusammenfassen. Für den Löwen gilt dabei folgendes: Als Grundfärbung ist ein fahles Rötlichgelb festzustellen, das von Gelbgrau bis Bräunlichocker variieren kann. In seiner Ausprägung folgt es der Glogerschen Regel.

Die Färbung des Leoparden weist eine noch größere Variationsbreite auf als die des Löwen. Als Grundfärbung ist hier ein mehr oder weniger abgewandeltes Gelb oder Rötlichgelb anzusehen, das je nach Unterart und Lebensraum von gelblichem Weißgrau über fahles Ockergelb und Steingrau bis zu dunklerem, satten, leuchtenden Rötlichgelb oder düsterem Olivgelb abweichen kann (vergl. auch Pocock, 1932). Auch beim Leopard zeigt sich im Großen und Ganzen die Glogersche Regel bestätigt, indem die Formen des tropischen Regenwaldes stets sattere Färbung besitzen als Formen der Trockengebiete, deren Grundfarbe blasser ist.

Der Jaguar hat färbungsmäßig eine nicht ganz so große Variationsbreite wie der Leopard, die jedoch nicht völlig in diejenige des letzteren fällt, sondern im ganzen mehr ins rötliche verschoben ist. Die Grundfarbe dieser Pantherkatze ist ein manchmal ins Rotgelb spielendes Rötlichgelb.

Auch die Färbung des letzten Vertreters der Gattung *Panthera*, des Tigers, zeigt starke Schwankungen um den normalerweise rostgelben Grundton, vom hellen und fahlen bis zum dunklen und satten Rostgelb.

Beim Vergleich der Grundfarben dieser vier Arten zeigt sich, daß sie in eine lineare Reihe verschiedener Abstufungen derselben rötlichgelben Farbrichtung eingeordnet werden können. Am Anfang dieser Linie steht der Löwe mit fahl rötlichgelber Farbe. Anzuschließen ist der satter rötlichgelbe Leopard, dessen farbliche Variationsbreite in die intensiver gefärbter Löwen übergreift. In der anderen Richtung der Linie deckt die Leopardenvariationsbreite einen großen Teil derjenigen des Jaguars, die, wie oben gesagt, noch stärker ins Rötlichgelbe verschoben ist. Am Ende der Linie steht dann der Tiger mit mehr oder weniger rostgelber Farbe.

Wir können somit eine vom Löwen auf der einen bis zum Tiger auf der anderen Seite zunehmende Intensivierung eines rötlichgelben Grundtones vom fahlen Gelb bis zum ausgeprägten Rostgelb erkennen. Diese gedachte

Linie darf jedoch in dieser Richtung nicht als Entwicklungslinie aufgefaßt werden, da das Anfangsglied, der Löwe, als adaptive Sonderform einer intensiver rötlichgelb, also leopardenhaft gefärbten Ursprungsart anzusehen ist. Bei der Betrachtung der möglichen Entwicklungsrichtung können wir demnach eher von der Leopardenfärbung ausgehen, deren Grundton dann also nach zwei Seiten hin abgewandelt worden wäre. Da für die Richtung auf den Löwen zu ein der Glogerschen Regel entsprechender Vorgang verantwortlich gemacht werden kann, wäre zu untersuchen, ob ähnliches nicht auch für die andere Richtung gefunden werden kann, also eine Intensivierung der Färbung auf Grund feuchter Biotope der Vorfahren von Jaguar und Tiger. In der Tat scheint dies der Fall zu sein, denn die beiden zuletzt genannten Arten zeigen im Gegensatz zu Leopard und Löwe eine außerordentlich große Liebe für das Wasser, was auf ein wasserreiches Biotop der Artvorfahren hinweisen könnte.

Bei der Untersuchung der Fellfärbung dürfen Sondererscheinungen wie Melanismus und Albinismus nicht außer Acht gelassen werden. Beide Typen sind bei den Pantherkatzen zu finden, der erste dabei in besonderer Häufigkeit.

Am besten bekannt für häufige Ausbildung schwarzer Exemplare ist der Leopard; der schwarze Panther ist ja zu einem festen Begriff geworden. Das Vorkommen dieser Schwärzlinge ist über das Verbreitungsgebiet des Leoparden nicht gleichmäßig verteilt; in Süd- und Südostasien sind sie in starker Häufung zu finden (vergl. z. B. Pocock, 1930; Weigel, 1961). Diese Tiere haben dunkelbraun-schwarze Grundfarbe, auf der bei bestimmtem Lichteinfall die schwarzen Flecken noch deutlich zu sehen sind. Wie schon Cantor (1846) angibt, sind auch einige weiße Haare in das Fell eingemischt, allerdings nicht genug, um einen grauen Eindruck hervorzurufen. Das gleiche (wenige weiße Haare) erwähnt auch Schouteden (1947) für einen schwarzen Kongo-Leoparden.

In Abessinien finden sich ebenfalls dunkle Exemplare, die jedoch nach Pocock (1930) nicht auf normalen Melanismus zurückzuführen sind, sondern auf vom Rücken her ausgehende stufenweise Verdunklung der Grundfarbe. Die dabei zu erwartenden Zwischenstadien werden in Abessinien tatsächlich gefunden (von hell-normalfarben über oliv- und braungelb bis zu schwarz). Aus Indien sind zwei Exemplare nigristisch-abundistischer Farb- bzw. Musterungsveränderung bekannt (Pocock, 1930). Die dunkle Farbe ist hier nicht durch Grundfarbenverdunklung, sondern Zeichnungsvermehrung bedingt. Mehrere Felle dieser Art kommen auch aus dem Kapland (Pocock, 1932; Günther, 1885), eines aus dem Kongogebiet (Weigel, 1961), eines aus Somaliland (Pocock, 1935 a).

Möglicherweise sind mit dem Melanismusfaktor, der hier dominant zu sein scheint, verschiedene andere Merkmale gekoppelt. So berichtet Zizey (1932), daß in einem Gebiet von Assam gehäuft schwarze Leoparden vorkamen, die alle das gleiche Erscheinungsbild aufwiesen: auffallend langer und dicker Schwanz, Augen eigenartig fahlblau. Ali (1927) schreibt, daß

normalerweise mit Melanismus beim Leoparden besondere Wildheit korreliert sei. B a h a d u r (1942), der schwarze Panther züchtete, stellt fest, daß diese gegenüber normalen Leoparden mehr untersetzt gebaut sowie durch kürzere Vorderbeine hinten überbaut erscheinen. Zum Temperament seiner Tiere schreibt B a h a d u r: „The temper of both cubs and adults can only be described as vile. Panthers are notoriously ‚uncertain‘, but black panthers are real ‚limbs of Satan‘“. B l a i n v i l l e sagt, daß im Hyoid des schwarzen javanischen Leoparden das Epihyalerudiment besser entwickelt sei als beim normalen Leoparden.

Ähnlich wie beim Leoparden liegen die Verhältnisse beim Jaguar, bei dem schwarze Tiere ebenfalls relativ häufig auftreten. K r u m b i e g e l (1953) fand unter 414 Fellen verschiedener Herkunft 19, = 4%, schwarze.

Schwärzlinge beim Tiger sind allgemein weniger bekannt, kommen jedoch, wenn auch nur sehr selten, ebenfalls vor (schwarz bzw. dunkelbraun mit noch dunkleren Streifen) (H a u x w e l l, 1914; J o n e s, 1923; B u r t o n, R. G., 1926; P r a t e r, 1937). Wieweit die aus China berichteten „blauen“ Tiger Melanismen sind, oder aber einen Dilutionsfaktor besitzen, ist nicht sicher bekannt (W e i g e l, 1961).

Für den Löwen vermutet G u g g i s b e r g, daß die häufige Schwarzfärbung der Mähne einen Schritt in diese Richtung darstelle, was jedoch von M a z a k (1964) in berechnete Zweifel gezogen wird. Ganz schwarze Löwen sollen in der Iktosteppe gesehen worden sein, ein beinahe schwarzer bzw. stark dunkelbrauner Löwe ist aus der Gegend von Niniveh (Bagdad) bekannt geworden (G u g g i s b e r g, 1960).

In vergleichender Übersicht zeigt sich also, daß Melanismus bei allen Vertretern der Gattung *Panthera* vorkommen kann. Unterschiede lassen sich höchstens in der verschiedenen häufigen Ausbildung erkennen. Enger zusammenzuschließen wären dabei eventuell Leopard und Jaguar, bei denen schwarze Tiere in relativ hohem Prozentsatz auftreten.

Wenn wir uns nun dem Albinismus zuwenden, können wir folgendes finden: Am relativ häufigsten scheinen Weißlinge beim Tiger aufzutreten. Sie kommen anscheinend in seinem ganzen Verbreitungsgebiet vor (für Nordchina: C a h a l a n e, 1943); am besten sind sie aus Indien bekannt, wo sie in den letzten Jahrzehnten immer häufiger zu werden scheinen (R o b i n s o n, 1927; G e e, 1959). Außer wenigen rein albinotischen Exemplaren, bei denen die Stellen der Streifung nur noch bei bestimmtem Lichtauffall sichtbar werden, sind alle Übergangsmöglichkeiten von teilweisem Albinismus — rein weiß mit braungrauen bis schwarzen Streifen, sehr hell cremefarben mit dunklen Streifen u. a. — beim Tiger zu finden.

Nach B u r t o n, R. G. (1933) veränderte sich bei einem weißen Tiger mit lichtscharfen Streifen die Streifenfarbe in der heißen Jahreszeit, so daß die Streifen dann heller bräunlich erschienen.

Von einer solchen Färbung — weiß mit aschgrauen Streifen, Irisfarbe dicht an der Pupille eisblau, sonst in das normale Gelb übergehend (R e e d, 1963) — ist auch der Erbgang bekannt (G e e, 1959). Diese Albinostufe wird

demnach recessiv vererbt, ein derartig weißer Tiger ist homozygot für den Albinofaktor.<sup>4)</sup>

Boetticher (1932) beschreibt ein Fell eines solchen Tigers, dessen Grundfarbe hell elfenbeinweiß war, an den Regionen jedoch, die bei der normalen Tigerfärbung weiß sind (Bauch, Innenseite der Schenkel u. a.), stärker gelb gefärbt war, „licht kanariengelb“, wie Boetticher sagt.

Zwei junge vollalbinotische Tiger, die ebenfalls aus Indien bekannt wurden (Gee, 1959), zeigten außer völlig weißem Fell und roten Augen einen auffallend und unnormale langen Nacken und waren in auffallend schlechter Kondition. Einen vollalbinotischen Tiger erwähnt auch Pock (1929).

Weiß Exemplare gibt es auch beim Jaguar; auf dem Bergland von Guyana sollen solche gar nicht einmal selten sein (Sanderson, 1956). Ein Totalalbino wird von Wagner (1841) angeführt — graulichweiß ohne schwarze Zeichnung, nur mit dunkleren Schattierungen an Stelle der Flecken.

Beim Leoparden sind Albinos nur selten zu finden, kommen jedoch ebenfalls vor, in den gleichen Abstufungen wie beim Tiger vom Total- bis zum Teilalbinismus (Krumbiegel, 1953; Weigel, 1961).

Beim Löwen waren bis vor kurzem noch keine albinotischen Stücke bekannt. In den letzten Jahren soll jedoch im Krüger-Nationalpark eine weiße Löwin aufgetreten sein (Pressemitteilung; Das Tier, Jhrg. 1963). Seltene Vorstufen in diese Richtung könnten beim Löwen vielleicht erbliche weiße Zehen- und Ballenflecke darstellen (Schneider, 1930), wie es Krumbiegel (1953) vermutet, die aber viel wahrscheinlicher in Entsprechung z. B. zur Hauskatzenscheckung gedeutet werden müssen, ebenfalls als Vorstufe. Flavismus und Rufinismus als weitere Möglichkeit der Farbänderung findet sich häufiger nur beim Leoparden (Weigel, 1961), tritt aber auch beim Tiger auf, z. B. gelbrot oder dunkel rostrot ohne deutliche Streifung, wie Cantor (1846) von Tigern der Malayischen Halbinsel angibt. Van Ingen & Van Ingen (1941) beschreiben ein Tigerfell, dessen Grundfarbe fahl-lohfarben war, die Streifen in einem dunkleren Ton gleicher Farbe, nur die letzten drei Schwanzstreifen schwarz. Ähnlich gefärbt war ein Leopardenfell (Van Ingen & Van Ingen, 1941 und Fooks, 1941), mit fahlgelber Grundfarbe und matt orangeroten Rosetten.

Von einem Bengaltiger wird noch eine andere Farbabweichung berichtet: „grizzled head“ (Jones, 1923). Shortridge (1934) beschreibt ein Leopardenfell aus Südafrika, dessen Grundfarbe ein „dunkles Van-Dyck-Braun“ war, mit sehr starkem orangefarbenen Glanz, und dessen Flecken z. T. schwarz, z. T. sepiabraun, an manchen Stellen aber kaum von der Grundfarbe abgehoben und nur schwer zu erkennen waren.

Im Anschluß an die Behandlung der Fellfärbung der *Panthera*-Arten sei

<sup>4)</sup> Nach Abschluß des Manuskriptes erhielt der Verf. eine Notiz von Reed (1964, Geburt eines weißen Tigers im Nationalen Zoologischen Park, Washington; Freunde d. Kölner Zoos 7: 61), nach der eine solche weiße Tigerin mit einem normalfarbenen ♂ gepaart wurde und einen Wurf von zwei normalfarbenen und einem weißen Tier brachte. Man müßte hier annehmen, daß der Tiger den Albinofaktor heterozygot besaß.

noch ein Blick auf diejenige des Irbis geworfen. Seine Grundfarbe ist weißgrau bis rahmgelb und graugelb, je nach Haarlänge im Sommer und Winterfell variierend, im Sommer dunkler graugelb (Fellbeschreibungen u. a. bei Brass, 1904; Pocock, 1930; Zukowsky, 1950). Unter den oben behandelten Arten weist nur der Leopard in wenigen Formen eine derartige Färbung auf (z. B. *Panthera pardus saxicolor*) (vergl. Pocock, 1930). Sie ist beim Irbis ebenfalls als Anpassung einer satter graugelb gefärbten Form an die trockenkalte Hochgebirgsumwelt aufzufassen. Ein albinotischer Irbis soll in der Bucharei gefunden worden sein, in der gleichen Gegend auch Schwärzlinge (Krumbiegel, 1953).

### Ergebnis:

Die verschiedenen Fellfärbungen der *Panthera*-Arten lassen sich auf einen rötlichgelben Ton zurückführen, der der durchschnittlichen Leopardenfärbung entspricht. Diese Grundfarbe dürfte im Laufe der Evolution zu den Färbungen der einzelnen Arten weitgehend in Entsprechung der Glogerschen Regel abgewandelt worden sein. Auf der einen Seite entstand daraus in Anpassung an ein trockenes Steppenbiotop die fahlrötlichgelbe Löwenfarbe, auf der anderen Seite die intensivere Jaguarfarbe und das Rostgelb des Tigers in einem feuchten Biotop. Nach der Verbreitung aberranter Färbungen ähneln sich am meisten Leopard und Jaguar. Letzterem kommt darin auch der Tiger nahe. Im Gegensatz zu diesen Arten zeigt der Löwe geringere Neigung zur Ausbildung melanotischer oder albinotischer Stücke, was vielleicht mit der allgemeinen Pigmentreduktion zum fahlen Farbton zusammenhängen mag. Die Grundfarbe des Irbis ist als Anpassung an sein Hochgebirgsbiotop anzusehen und ebenfalls von einer leopardenähnlichen, jedoch mehr graugelben Färbung ableitbar.

#### d) Der „Mähnenwirbel“

Ein bei den Pantherkatzen in verschiedener Ausprägung auftretendes Merkmal, das den Haarstrom des Felles betrifft, ist der „Mähnenwirbel“, dessen Bildung von Leyhausen (1950) studiert wurde. Seine Ergebnisse seien hier kurz zitiert:

„Bei der Hauskatze und vielen anderen Kleinkatzen befindet sich unmittelbar am Grunde der Ohrrückseite ein kleiner, oft nur schwer feststellbarer Haarwirbel. Der Haarstrom, der zwischen den Ohren vom Kopf über den Nacken nach hinten zieht, muß hier eine scharfe Wendung machen, um auch auf die Ohrrückseite zu steigen, und daraus erklärt sich das Zustandekommen des Wirbels. Bei Puma, Nebelparder und Irbis befindet sich der Wirbel noch genau an der gleichen Stelle. Bei den anderen Großkatzen dagegen wird er auf einer Linie, die vom Ohr seitlich über den Nacken jederseits zur Schulter verläuft, nach rückwärts verlagert. Die Ar-



ten Tiger, Leopard, Jaguar und Löwe unterscheiden sich nun im Grad der Rückwärtsverlagerung des Wirbels. Beim Tiger liegt er häufig wie bei den Kleinkatzen dicht hinter dem Ohr. Er kann aber auch seitlich im Nacken liegen, äußerstenfalls bis etwa 5 cm vor der Schulter. Dies ist für Leopard und Jaguar die vorderste Lage des Wirbels, er kann bei ihnen aber auch bis hinter die Schulter zurückweichen. Beim Löwen liegt der Wirbel auf oder hinter der Schulter. Letzteres ist nur bei ♂♂ der Fall; der Wirbel kann dann auch noch hinter der Schulter etwa handbreit nach abwärts gezogen sein“ (Taf. XII, Fig. 39).

Für die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge läßt sich daraus folgendes erschließen: Als ursprünglicher Fall der Lage des Mähnenwirbels bei den Feliden ist die Ausprägung anzusehen, wie sie bei den Kleinkatzen zu finden ist, also die Lage dicht hinter dem Ohr, wie sich auch nur in dieser Lage das primäre Zustandekommen des Wirbels überhaupt erklären läßt. Als Ausgangszustand der *Pantherinae* kommt das gleiche Stadium in Frage, wie es Nebelparder und Irbis noch besitzen.

Die Vorfahren der vier Pantherkatzen Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe hatten das Stadium beginnender Rückverlagerung des Wirbels erreicht, mit der Variationsbreite dieses Merkmals beim Tiger, der demnach direkt davon abzuleiten ist (Fig. 39, I). Die drei restlichen Arten sind auf eine ebenfalls davon ableitbare gemeinsame Wurzel zurückzuführen, bei der die Rückverlagerung des Wirbels bis zu der Ausprägung von Leopard/Jaguar fortgeschritten war (Fig. 39, II). Als am fortgeschrittensten muß die Ausbildung des Löwen angesehen werden, bei dem dieser Wirbel dann auch bei der Mähnenbildung bei der öfters zu beobachtenden Scheitelung der Mähne eine große Rolle spielt.

Beim Löwen findet sich weiter hinten noch ein weiterer Haarwirbel, der „Kruppenwirbel“ (Schneider, 1953). Zwischen ihm und dem Mähnenwirbel bildet sich auf dem Rücken ein querer Haarstau (Haarkamm). Diesen Kruppenwirbel und den dadurch bedingten Haarstau fand Schneider nicht bei den übrigen Arten.

## Ergebnis:

Nach der Lage des Mähnenwirbels zu schließen, stammen die *Pantherinae* von einer Form ab, bei der dieser Wirbel noch dicht hinter dem Ohr lag wie bei den *Felinae* und auf die der Irbis direkt zurückzuführen ist. Die übrigen vier Arten sind von einer gemeinsamen Wurzel ableitbar, mit beginnender Wirbelrückverlagerung, wovon zuerst der Tigerzweig abspaltete, wogegen ein anderer Zweig mit weiter fortgeschrittener Rückverlagerung des Wirbels zu den Arten Jaguar, Leopard und Löwe führte. Bei letzterem findet sich zusätzlich noch ein Kruppenwirbel ausgebildet.

### e) Mähnenbildungen

Das Merkmal, in dem sich der Löwe am stärksten von den anderen Arten unterscheidet, ist die Mähne des männlichen Tieres. Ihre verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten in Beziehung zu den einzelnen Unterarten werden wir in einem späteren Teil dieser Gesamtbearbeitung bei der Besprechung des Löwen noch näher kennenlernen. Sie setzt sich zusammen (Taf. XIII, Fig. 40) aus einem Backenbart, ihrem vorderen, das Gesicht umrahmenden Teil, der auch bei sonst mähnenlosen Exemplaren wenigstens in Andeutung vorhanden ist, und starker Haarverlängerung im Nacken und am Hals (Halsmähne), die sich bis auf und hinter die Schultern (Schultermähne) und Oberarme (Hintermähne) ausdehnen kann. Dazu können Haarbüschelreihen auf beiden Seiten des Bauches als Bauchmähne kommen, sowie weitere Büschel an den Ellbogen und Unterarmen (Ellbogenbüschel), manchmal auch an den Hinterschenkeln.

Bei der Löwin können schwacher Backenbart, schwache Ellbogenbüschel, eventuell auch Mähnenbildung und starke Ellbogenbüschel auftreten, dann wohl meist durch hormonale Störungen. Ein gutes Beispiel dafür bietet eine von Schneider (1949) beschriebene Löwin, die nach Geburt mehrerer Würfe im Alter unfruchtbar wurde und eine Mähne entwickelte, die an den Halsseiten, am Unterhals und an der Brust am längsten war. Dazu kamen starker Backenbart und Ellbogenbüschel.

Die Haarzusammensetzung der Löwenmähne entspricht etwa der Zusammensetzung des normalen Katzenfelles (Halténorth, 1957). Durch Auszählen einer Probe von 1000 Haaren aus der Halsmähne eines hellbemähten Löwen konnte ich ein Verhältnis von 91 % Wollhaaren und 9 % Grannenhaaren ermitteln (Taf. XIII, Fig. 42).

Ein ausgeprägter Backenbart findet sich meistens beim Tiger (Taf. XIII, Fig. 43), in beiden Geschlechtern. Seine Länge variiert jedoch nicht nur geschlechts- und unterartmäßig, sondern kann auch im Sommer- und Winterfell eine sehr verschiedene sein. Letzteres ist nach Pocock (1929) besonders bei dem Tiger des Kaukasusgebietes auffallend. Im ganzen stellt sich der Backenbart des Tigers dichter, geschlossener und einheitlicher dar als der etwas anders gestaltete des männlichen Löwen, dessen Haare im Zug der Mähne bei entsprechender Länge lockerer nach unten fallen. Bei den übrigen Arten sind entsprechende Bildungen nicht zu finden.

Eine mehr oder weniger starke Nackenmähne kommt manchmal ebenfalls beim Tiger vor. Durch die Haarverlängerung in dieser Region, wobei die Haare beliebig auseinander fallen, kann der Eindruck einer größeren Zahl von Haarwirbeln hervorgerufen werden (Leyhausen, 1950 und dazu Schneider, 1953). Besonders beim Java-Tiger, der diese Nackenmähne oft am deutlichsten zeigt, kann auch Haarverlängerung an den Halsseiten auftreten (Pocock, 1929). Haarverlängerung in der Nackenregion zu einer Art Nackenmähne beim Leoparden beschreibt Pocock (1930) von einem chinesischen Exemplar; Leyhausen erwähnt das Fell eines

schwarzen männlichen Tieres, das die ganze Schulterpartie voll von „überzähligen Wirbeln“ hatte, also, wie für den Tiger gesagt, dort ebenfalls verlängertes Haar besaß. Für den Jaguar beschreibt Ihering (1910) „struppig aufgerichtetes“ Nackenhaar. Vom Irbis ist mir die Möglichkeit einer ähnlichen Bildung nicht bekannt, auch infolge der starken Verlängerung des Gesamthaarkleides weniger gut zu ermitteln.

Längeres Haar in der Bauchregion zeigen, besonders im Winterfell, alle Arten. Diese Verlängerung kann einerseits kaum merkbar, andererseits, wie z. B. beim kaspischen (Kaukasus-)Tiger, ausgesprochen stark sein. Im Gegensatz zu der Bauchmähne des Löwen erstreckt sich diese Haarverlängerung aber in gleichmäßigem Übergang auf die gesamte Bauchbehaarung, einfach als Kälteschutz und ist nicht auf Büschelreihen beschränkt, deren verlängerten Haare von der anschließenden Behaarung ziemlich scharf abgesetzt sind. Entsprechende allgemeine Haarverlängerung ist in manchen Fällen auch bei Löwen zu finden.

Nicht ohne weiteres vergleichbar sind auch die möglichen leichten Nacken- und Halsmähenbildungen beim Tiger mit der Löwenmähne. Von letzterer habe ich aufzuzeigen versucht (Hemmer, 1962), daß ihre Bedeutung im Bereich sozialer-sexueller Kundgebung liegt und sie somit erst nach Übergang der Löwen(-vorfahren) zu geselligem Leben ausgebildet worden sein kann. Die ähnliche Bildung beim einzelgängerischen Tiger ist dagegen bei beiden Geschlechtern anzutreffen. Außerdem beginnt beim Tiger die Mähnenbildung mit der Nackenmähne, beim Löwen mit Haarverlängerung an den Halsseiten, wie es an Mähnenbildungen bei Löwinnen besonders deutlich wird.

Bei der Bewertung von Haarverlängerungen ist bei den Feliden überhaupt Vorsicht zu wahren, denn sie können in gleicher Form bei sehr verschiedenen Gruppen auftreten. Eine leichte Nackenmähne, wie sie der Tiger besitzen kann, ist auch beim Ozelot (*Leopardus pardalis*) möglich, stärkere Nackenmähne findet sich beim Geparden (*Acinonyx jubatus*) (Taf. XIII, Fig. 44). Backenbärte kommen in ähnlicher Weise wie beim Tiger bei Luchsen (*Lynx*) und Manul (*Otocolobus manul*) (Taf. XIII, Fig. 45) vor.

Die unter derart verschiedensten Bedingungen stehenden, wenn auch äußerlich ähnlichen Haarverlängerungen bei Löwe und Tiger können demnach nicht zur Wertung der Verwandtschaftsbeziehung herangezogen werden.

## Ergebnis:

Eine Mähne in ausgeprägter Form zeigt nur der Löwe. Ähnliche Bildungen bzw. Haarverlängerungen finden sich beim Tiger in Form eines Backenbartes und manchmal als Haarverlängerung in der Nackenregion zu einer schwachen Nackenmähne, selten auch in der Halsregion. Sehr selten zeigen auch Leoparden und Jaguare eine solche leichte Nackenmähne. Diese Bildungen sind jedoch nicht ohne weiteres mit denen des Löwen zu verglei-

chen und treten in gleicher oder ähnlicher Form auch bei anderen Feliden auf. Somit kann die Grundtendenz zur Haarverlängerung in bestimmten Regionen nur als gemeinsames Merkmal aufgefaßt werden, das unterschiedlich ausgeprägt oder weiterentwickelt werden kann.

#### f) Der Schwanzstachel

In der großen Schwanzquaste des Löwen, die als weitere Haarverlängerung nur diesem zu eigen ist, verborgen steckt ein kleiner Hornstachel, dessen Entstehung und eventuelle Funktion unklar ist. Dieser Stachel sitzt mit seiner Grundfläche der Haut der Schwanzspitze auf und steht durch eine etwa 2 cm lange Sehne mit dem letzten Schwanzwirbelglied in Verbindung (Bekker, 1855). Die Größe dieses Stachels ist verschieden. Nach Bekker soll er gewöhnlich bei ♂♂ etwas größer als bei ♀♀ sein. Er wird nicht länger als etwa 1 cm, meist bleibt er kleiner. Auch seine Form ist variabel; bei jungen Tieren scheint er stärker zugespitzt zu sein, bei alten abgerundet. Beim lebenden Tier ist er hell hornfarben, weich und biegsam, verhärtet nach dem Tod jedoch recht rasch und schrumpft zusammen. Bei Museumsexemplaren und Fellen ist er meist abgefallen (Bekker, l. c.).

Dieses Horngebilde findet sich nach Lönnberg (1912) auch am unversehrten Schwanz des Leoparden. Dieser Sporn ist nach Lönnbergs Abbildung nur etwa 2 mm lang, an der Spitze abgerundet und dorsoventral abgeflacht. Durch seine Kleinheit ist er nach Einschrumpfen am alten Fell, wo er auch leicht verloren sein kann, jedoch meist nicht mehr festzustellen.

Nach Ball (1886) soll ein ähnliches Gebilde auch am Schwanz des Tigers vorkommen. Bekker erwähnt den Stachel auch von einem Puma. Die Möglichkeit zu seiner Bildung scheint also generell nicht nur bei den Pantherkatzen — wenn wir auch für Jaguar und Irbis noch keinen Nachweis haben, so ist der Stachel dennoch auch bei diesen Arten zu erwarten —, sondern von den *Felinae* mindestens auch beim Puma vorhanden zu sein. Daß nichts weiteres darüber bekannt ist, dürfte daran liegen, daß dieses Horngebilde gut nur bei der Sektion frischtoter Tiere festzustellen ist. Eine Sonderstellung kommt nach Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieses Stachels dem Löwen, wie früher angenommen wurde, also kaum zu.

#### Ergebnis:

Ein Schwanzstachel, d. h. ein Horngebilde am Schwanzende, kommt bei den Pantherkatzen beim Löwen und Leoparden, wahrscheinlich auch beim Tiger vor, bzw. ist nur von diesen bislang bekannt. Er erlaubt keine Schlüsse zur Verwandtschaft der Arten.

### g) Pupillengestalt

Die Rundpupille der *Pantherinae* ist mit ein Kriterium dieser Gruppe einem Teil der *Felinae* mit Schlitzpupille gegenüber. Nach Beobachtungen Schneiders (1930) kommt den Pantherkatzen diese Form jedoch nicht in jedem Fall bzw. nur bedingt zu. Junge Löwen haben nach seinen Ergebnissen bei wenigstens mittlerer Beleuchtung senkrecht elliptische oder sogar oben und unten zugespitzte Pupillen. Diese Verlängerung in die Senkrechte verschwindet bis zum zweiten Jahr und die Pupille ist beim erwachsenen Tier in jedem Fall rund. Lediglich als Ausnahmeerscheinung nehmen dann bei starker Kontraktion die Pupillen nach oben und unten zugespitzte Gestalt an.

Beim Tiger dagegen besitzen die zusammengezogenen Pupillen eine Form, die einem auf die Spitze gestellten Rhombus gleicht. Diese Andeutung spaltförmiger Pupille ist beim jungen Tiger noch deutlicher, wo die verengte Pupille noch stärker rhombisch oder tropfenförmig mit meist oben und unten gleichmäßiger Zuspitzung erscheint.

Erwachsene Leoparden und Jaguare besitzen wie der Löwe nur Rundpupillen. Jungtiere dieser Arten zeigen aber die gleiche senkrecht elliptische Form bei Verengung, wie wir sie vom Junglöwen kennengelernt haben.

Die Pupillen des Irbis entsprechen demgegenüber ganz denen des Tigers. Verengt, sind sie spitz rhombisch, halb erweitert sind sie oben und unten zugespitzte Ellipsen wie bei jungen Tigern, und selbst in starker Erweiterung lassen sie andeutungsweise diese Zuspitzung noch erkennen (insgesamt nach Schneider, l. c.).

Der Nebelparder als Übergangsform von den *Felinae* her besitzt nach eigener Feststellung ebenfalls keine Rundpupille, sondern im verengten Zustand ziemlich ausgeprägte Schlitzpupille, als sehr schmale, lange, oben und unten zugespitzte Ellipse, und auch halb erweitert hat sie immer noch sehr ähnliche spitz-elliptische Gestalt; selbst bei starker Erweiterung ist sie nicht völlig rund. Die Schlitzpupille der meisten *Felinae* erscheint demnach auch für die *Pantherinae* als phyletische Ausgangsform. Dieser stehen Irbis und Tiger noch recht nahe. Löwe, Leopard und Jaguar bilden eine etwas weiter entwickelte, zusammengehörige Gruppe.

### Ergebnis:

Nach Beobachtungen von Schneider (1930) lassen sich die *Pantherinae* nach ihrer Pupillengestalt in zwei Abteilungen gliedern, von denen einerseits Löwe, Leopard und Jaguar engere Verwandtschaft aufweisen, andererseits Tiger und Irbis, die in diesem Merkmal der Ausgangsform noch näher stehen.

## h) Äußerer Körperbau

Die äußere Gestalt der in Frage kommenden Arten ist sehr verschieden, wobei sich von Art zu Art teils trennende, teils gemeinsame Baumerkmale aufzeigen lassen. So ist der Jaguar mit ähnlicher Körpergröße wie der Leopard gedrungen und massiver gebaut, sein Kopf größer, seine Pranken schwerer und breiter, der Schwanz kürzer als bei dem ganz allgemein schlankeren Leoparden.

Bei den beiden großen Arten Löwe und Tiger fällt die relativ starke Hochbeinigkeit des Löwen auf (bedingt durch etwas längere Vorderbeine und dadurch stärkere Streckung der Hinterbeine, Leyhausen, 1950<sup>5)</sup>); seine Rückenlinie ist ziemlich gerade, während die des Tigers gleichmäßig gewölbt erscheint („Karpfenrücken“, Leyhausen, 1950). Die Bauchlinie des Löwen steigt von vorn nach hinten etwas an; der Bauch erscheint hinten wie eingezogen, die Brust ist die tiefste Stelle, während die Bauchlinie beim Tiger gleichmäßig von vorn nach hinten durchgeht (Frechkop, zit. n. Guggisberg 1960).

Auf die Profilbildung weist Leyhausen besonders hin. Das Profil des Löwen ist ziemlich gerade, oder bei weiblichen und jungen Individuen der Nasenrücken nur schwach nach unten abgewinkelt. Dieser Winkel ist beim Tiger mehr oder weniger stark, scharf nach unten abgelenkt, nach Geschlecht und Unterart allerdings variierend. Diese Profillinie wird beim Löwen durch die höhere Schnauze und Nase verursacht, was auch in der Vorderansicht des Kopfes zum Ausdruck kommt, indem die Oberlippennaht des Löwen lang, beim Tiger dagegen fast überhaupt nicht ausgebildet ist.

Im gleichzeitigen Vergleich aller vier *Panthera*-Arten fällt der Leopard durch den außerordentlich langen Schwanz im Verhältnis zu den anderen Arten auf. Die Rückenlinie ist bei Leopard und Jaguar tigerähnlich gewölbt, nicht ganz so stark ausgeprägt zwar wie beim Tiger, aber nicht gerade wie beim Löwen. Ebenso entspricht ihre Bauchlinie mehr der des Tigers.

Das Profil des Leoparden entspricht dagegen in den meisten Unterarten vollkommen dem junger Löwen; es ist gleichmäßig leicht abgewinkelt, ohne den starken Knick des Tigers. Für den persischen Leoparden (*Panthera pardus saxicolor*) und den Amurleoparden beschreibt Zuckowsky (1959) allerdings abgesetzten Nasenknick ähnlich wie beim Irbis als typisch. Dieser Nasenabsatz gibt jedoch eine etwas andere Profillinie als die des Tigers. Ähnliche Verhältnisse wie beim Leoparden finden sich beim Jaguar. Im ganzen erscheint die Gestalt des Leoparden als die ursprünglichere, die Merkmale aller anderen Arten in sich vereint, und von der sich die Baueigentümlichkeiten der anderen Arten ableiten lassen.

<sup>5)</sup> Metrisch ist dieser Unterschied allerdings nicht sehr groß; Mazák (Der Tiger, Wittenberg 1965) gibt neuerdings für die Relation Hinterbeinlänge/Vorderbeinlänge für den Löwen die Zahl 1,20, für den Tiger 1,22.

In seiner Gesamterscheinung etwas mehr aus dieser Gruppe heraus fällt der Irbis, indem er hinten etwas, wenn auch nur wenig, stärker überbaut erscheint, und sich darin mehr den *Felinae* nähert. Unter den *Panthera*-Arten steht ihm in diesem Merkmal der Leopard noch am nächsten, wenigstens in den südostasiatischen Unterarten. In der Rücken- und Bauchlinie ähnelt der Irbis ebenfalls dem Leopard, besitzt jedoch einen kürzeren und runderen Kopf mit starkem Nasenabsatz in der Profillinie und erscheint durch die lange Behaarung nicht so schlank, besitzt jedoch einen noch etwas längeren Schwanz als der Leopard, der durch die Behaarung sehr dick wirkt.

Der verschieden proportionierte Körperbau der Pantherkatzen drückt sich auch in der Relation Gewicht: Körperlänge aus. Zur Vergleichbarkeit dieser Größen kann ein Faktor errechnet werden, der die Zunahme des Gewichtes in der 3., der Länge in der 2. Potenz berücksichtigt, nämlich:  $F = \sqrt[3]{\text{Gewicht (kg) in } \% \sqrt[2]{\text{Kopf-Rumpflänge (cm)}}}$ . (Von einer Berechnung der Körperoberfläche wird abgesehen, um von deren Faktoren unabhängig zu sein und eine vereinfachte Indexermittlung zu ermöglichen.)

Da nur von wenigen Subspecies, und von diesen auch nur für relativ wenige Individuen aus der Literatur Gewichte bekannt sind (Baikoff, 1925; Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Goodwin, 1933; Guggisberg, 1960; Kaplanoff, 1948; Marshall, 1937 und 1939; Sody, 1949; Ward, 1926), ist jeweils nur ein Näherungswert zu erhalten, der bei Einsatz größeren Zahlenmaterials sich noch in geringen Grenzen ändern kann (für die Durchschnittslängen der Unterarten: vergl. späteren Teil). Dessen ungeachtet zeigt sich — bei Tiger und Leopard — für die Pantherkatzen eine Bestätigung der Bergmannschen Regel, deren Gültigkeit neuerdings von Bado ux (1959 und 1964) und Röhrs (1962) wieder diskutiert wurde und deren große Bedeutung für Körpergrößenschwankungen in Abhängigkeit von Klimaeinflüssen von Bado ux (1964) klar dargelegt wurde. Nach Bado ux (1959) bestehen ähnliche Wärmeaustauschbeziehungen wie zwischen Tieren warmer und kalter Klimata auch zwischen solchen aus feuchten Regenwäldern und offener Steppe. Diese Zunahme der relativen Körperoberfläche in feucht-wärmeren Gebieten konnte Schreider (1963) auch für Menschenrassen aufzeigen.

Indices für einige Unterarten von Leopard, Tiger und Löwe:

Leopard:	<i>Panthera pardus melas</i> (Java)	F = 29 (♂♂ allein = 30)
	<i>Panthera pardus delacouri</i> (Assam)	32 (♂♂ allein = 33)
	<i>Panthera pardus fusca</i> (S.-Indien)	32 (♂♂ allein = 34,5)
Tiger:	<i>Panthera tigris sumatrae</i> (Sumatra)	F = 37,5
	<i>Panthera tigris tigris</i> (Vorderindien)	43
	<i>Panthera tigris altaica</i> (Amur-Ussuri-Geb.)	43,5
Löwe:	<i>Panthera leo massaica</i> (Kenia)	F = 42

Beim Leoparden wird eine Zunahme von F von Java nach Vorderindien deutlich, die mit einer Zunahme der Körperlängen einhergeht (KR im Mittel für ♂♂ und ♀♀ = 103 cm bei *P. pardus melas*, 121 cm bei *P. pardus*

*fusca* aus Südindien). Gleichermassen nimmt F und die Körperlänge beim Tiger zu.

Die absolut größeren Werte von F für Tiger und Löwe gegenüber dem Leoparden lassen eventuell darauf schließen, daß diese Arten ihre Entstehungszentren in kühleren Klimagebieten und/oder offenerer Landschaft besaßen als der Leopard, d. h., sowohl die gegenüber dem Leoparden relativ gedrungene Gestalt als auch absolut größere Körpergröße von Löwe und Tiger kann wohl wenigstens zum Teil auf die Einwirkung solcher Klima- bzw. Umweltfaktoren als Selektionsfaktoren zurückgeführt werden (gleichermassen vielleicht auch die gedrungene Gestalt des Jaguars, obwohl mir für diesen nicht genügend vergleichbare Gewichtsangaben vorliegen). Gleichsinnig spricht die Wärmeliebe der Arten, die, wie wir bei der Besprechung der Schlafstellung im einleitenden Kapitel sahen, bei Löwe und Tiger deutlich geringer ist als beim Leoparden (Schlafstellung Rückenlage wird von Löwe und Tiger bereits bei deutlich tieferen Außentemperaturen als vom Leoparden eingenommen).

(Für die äußere Körpergestalt der Arten, wie in diesem Abschnitt besprochen, vergl. auch die Taf. VIII, Fig. 25—30.)

## Ergebnis:

In der äußeren Gestalt unterscheiden sich die einzelnen Arten klar voneinander. Als am stärksten verschieden erscheinen Löwe und Tiger, zwischen denen Leopard und Jaguar vermitteln, indem sie in bestimmten Merkmalen mehr dem Löwen, in anderen mehr dem Tiger entsprechen. Der Irbis zeigt einen etwas abweichenden Bau, der ihn den *Felinae* annähert. Die Gewicht-Körperlängen-Relation der einzelnen Arten und Unterarten zeigt eine Bestätigung der Bergmannschen Regel für Tiger und Leopard und legt den Schluß nahe, daß Tiger und Löwe ihre Entstehungszentren in Gebieten kühleren Klimas bzw. in offenerer Landschaft besaßen als der Leopard.

### i) Schädel und Gebiß

Vom Skelett kann besonders der im Verlauf der Evolution größeren Veränderungen unterworfenen Schädel zu unseren Überlegungen herangezogen werden. Die vergleichende Untersuchung der Großkatzenschädel hat bereits Haltenorth (1936/37) in umfassender Weise durchgeführt, wobei er als Großkatzen im herkömmlichen Sinn alle acht größeren Arten behandelte (Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard, Irbis, Puma, Nebelparder und Gepard) und es bleibt hier daher nur die Aufgabe, seine wichtigsten Ergebnisse kurz zusammenfassend zu betrachten und kritisch zu beleuchten.

Als erstes stellt Haltenorth zwischen den Einzelknochen der Schädel Beziehungen auf, die bei den verschiedenen Knochen zum Teil sehr verschiedene Verhältnisse ergeben, im großen und ganzen gesehen als Haupt-



ergebnis aber erkennen lassen: „Die Großkatzen zerfallen in zwei deutlich zu unterscheidende Gruppen, von denen die eine mit den Arten Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard eine engere verwandtschaftliche Bindung ihrer Mitglieder (jedoch mit Sonderstellung des Löwen) als die zweite mit den Arten Puma, Irbis und Gepard zeigt; doch ist auch in dieser eine etwas nähere Beziehung zwischen Puma und Irbis festzustellen, wodurch der Gepard sehr vereinzelt dasteht. Löwe und Gepard sind innerhalb der Großkatzen zwei Extreme, denen der Nebelparder, der sich zwischen den beiden Gruppen befindet, noch als drittes hinzugerechnet werden kann.“ Innerhalb der ersten Gruppe können Löwe und Leopard, sowie Tiger und Jaguar, letzterer auch wieder mit dem Leoparden in nähere Beziehung gebracht werden.

Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Auswertung der Sagittalschnittkonstruktion der Schädel. „Auch hier zerfallen die Großkatzen in zwei große Gruppen, von denen die erste Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard, und die zweite Nebelparder, Puma und Irbis umfaßt. Die Abweichungen der Schnittkonstruktionen von dem Einzelknochenresultat beruhen nur auf verschiedener Gruppierung der Arten innerhalb dieser beiden großen Unterabteilungen. In der ersten Reihe stehen sich Jaguar und Leopard am nächsten, in der zweiten schließen sich alle bis auf den Geparden eng an den Irbis an. Der Übergang von der einen Gruppe zur anderen ist ebenfalls fließend, und zwar wird er in der ersten wiederum vom Leoparden vermittelt, in der zweiten aber mehr vom Irbis als vom Nebelparder, wie es bei dem Einzelknochendiagramm zu sehen war.“ Dem Geparden wird eine deutlich zu erkennende Sonderstellung gegenüber den beiden Gruppen eingeräumt; nähere Beziehung zu ihm zeigt nur der Puma.

Aus der Untersuchung der Breitenverhältnisse der Schädel resultiert eine etwas abweichende Gruppierung, bei der einerseits Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard und Nebelparder, andererseits Puma, Irbis und Gepard zusammengeschlossen werden können. Innerhalb der ersten Abteilung weisen besonders enge Beziehungen jeweils Tiger und Jaguar, Leopard und Nebelparder auf.

Bei der anschließenden Einzelbetrachtung der Arten bezeichnet Haltenorth den Löwen auf Grund des sehr großen Gesichts-, des sehr kleinen Gehirnschädels und des flachen Profiles als den „primitivsten Bautypus der Großkatzengruppe“ bzw. als „Viverridentypus“ der Großkatzen. Welchen Sinn er aber dabei dem Wort „primitiv“ beilegt, geht nicht deutlich hervor. Einerseits schließt Haltenorth aus dem scheinbar primitiven Bautypus des Löwenschädels, daß der Löwe die primitivste Art der Großkatzen sei, und legt ihn als Primitivtypus der Betrachtung der anderen Arten zugrunde, betont jedoch andererseits gleichzeitig, „daß mit dem Zugrundelegen des primitiven Löwen keine phylogenetischen Beziehungen dargestellt werden sollen“. Welche Bedeutung das Wort „primitiv“ hier aber auch haben mag, es geht jedenfalls nicht an, den Löwen auf Grund seines langen Gesichtsschädels („Viverridentypus“) als primitivste Art der Großkatzen in beliebigem Sinne hinzustellen. Röhrs (1959) stellt durch

allometrische Beziehungssetzung zwischen Schnauzen- und Basallänge fest, daß der Unterschied in der relativen Schnauzenlänge verschieden großer Feliden (*Felis silvestris lybica*, *Lynx lynx*, *Panthera pardus*, *Panthera leo*) auf eine einfache Allometrie zurückzuführen ist. Er nimmt an, „daß die interspezifische Allometrie in diesem Fall durchaus eine funktionsgerechte Adaptation darstellt, d. h. die relative Verlängerung der Schnauze bei zunehmender Größe eine durch die Größe bedingte funktionelle Notwendigkeit ist“.

Wie stark auch gerade die Ausbildung des Löwenschädels selbst variieren kann, zeigt die Untersuchung Hollisters (1917) von Löwen aus freier Wildbahn und von in Gefangenschaft aufgezogenen Löwen gleicher Herkunft.

Wichtig erscheint demgegenüber, was Haltenorth bei der Betrachtung der verschiedenen Arten für den Leopardenschädel erschließt: „Gerade in ihm sind die Verhältnisse der Schädelteile so gut aufeinander abgestimmt, daß man direkt von einem harmonischen Zusammenklang sprechen und den Leoparden daher bezüglich seines Schädelbaues als den ‚Normaltypus‘ der Großkatzen bezeichnen kann“. Gegenüber dem Löwen, den er der Untersuchung als Primitivtypus ja zugrunde legte, muß ihm der Leopard dabei als fortgeschrittener erscheinen. Wenn wir nun aber den Löwen als die keineswegs primitivste Großkatze herausnehmen, dann drängt sich gerade wegen dieser Ausprägung des Leopardenschädels als „Normaltypus“ die Frage auf, ob wir in ihm nicht gleichzeitig den „Urtypus“ der Pantherkatzen bzw. eine ihm sehr nahe stehende Form erblicken dürfen.

In einer späteren Veröffentlichung bestätigt Haltenorth (1953) dies insofern selbst, als er unter Normaltypus (hier die Gattung *Felis* unter den *Felinae* im Vergleich zum Leoparden unter den *Pantherinae*) eine Form versteht, die am wenigsten mit Sonderanpassungen versehen ist. Diese Auffassung als Urtypus erhält dadurch noch eine Stütze, daß dem Leoparden im Schädelbau von allen Großkatzen der Nebelparder am nächsten kommt, der jedoch zu den *Felinae* zu rechnen ist (Hemmer, 1964a). Das wäre leicht so zu erklären, daß sich Leopard und Nebelparder eine dem gemeinsamen Ausgangstypus weitgehend ähnelnde Schädelgestaltung erhielten, während die anderen Pantherkatzen sich durch verschiedene Spezialisationsrichtungen mehr oder weniger weit fortentwickelt haben. Röhrs (1961) betont in dieser Beziehung, „daß aus einer mehr oder weniger starken Ähnlichkeit der Proportionen von verschiedenen Formen nicht ohne weiteres Schlüsse auf den Grad der natürlichen Verwandtschaft gezogen werden können“.

Wie sehr die Einteilung der Großkatzen in systematische Kategorien allein nach den Schädelunterschieden auch von der Art der Auswertung abhängt, zeigt Zarapkin (1939), der mit einer anderen Arbeitsmethode auf der Grundlage des gleichen Zahlenmaterials (Haltenorth) mit den von Haltenorth ermittelten Ähnlichkeitsverhältnissen der einzelnen Arten weitgehend übereinstimmt, jedoch eine zum Teil abweichende systematische Einteilung erhält.

Große Übereinstimmungen mit den Ergebnissen Haltenorths zeigt

die Untersuchung des Gebisses der Großkatzen, die Schmid (1940) in morphologischer und metrisch-variationsstatistischer Hinsicht durchführt. Da diese Arbeit hauptsächlich zur Bestimmung fossiler Leoparden gedacht ist, fehlt ihr der Tiger.

Auf Grund von Gebißuntersuchungen legt auch Kabitzsch (1960) die Ähnlichkeitsverhältnisse innerhalb der Gattung *Panthera* dar. Nach ihren Ergebnissen nimmt das Leopardengebiß eine deutliche Mittelstellung unter den vier Arten ein. Große Ähnlichkeit mit ihm besitzt auf der einen Seite das Löwengebiß, auf der anderen das des Jaguars. Der Jaguar wiederum vermittelt zwischen den erstgenannten und dem Tiger, wobei letzterer vom Löwen am entferntesten steht.

Eine Untersuchung des Milchgebisses bestätigt den Befund an der bleibenden Dentition. Die Zähne von Leopard und Löwe haben mehr hohe, schlanke Spitzen, die des Tigers sind relativ etwas niedriger und plumper. Der Jaguar nimmt etwa eine Mittelstellung zwischen Leopard und Tiger ein. Die Unterschiede, die Broom (1949) zwischen dem Milchgebiß von Löwe und Leopard fand, gehen zum großen Teil auf individuelle Variation zurück und verwischen sich bei Untersuchung umfangreicheren Materials weitgehend.

Bei Neonaten-Schädeln sind die Unterschiede zwischen den Arten noch nicht ausgeprägt; Verwandtschaftsbeziehungen sind demnach in diesem Stadium nicht festzustellen. Die kennzeichnenden Artmerkmale prägen sich am Schädel erst im Laufe der Jugendentwicklung aus.

## Ergebnis:

Nach Schädel- und Gebißverhältnissen bilden die vier Arten Löwe, Leopard, Jaguar und Tiger eine deutlich zusammengehörige Gruppe, während der Irbis eine von dieser Gruppe abseitige Stellung inne hat, was in der Hauptsache aus der von ihm eingeschlagenen Spezialisationsrichtung zu erklären ist. Innerhalb der geschlossenen Abteilung besitzen Jaguar und Leopard engere Bindung, wobei ersterer an den Tiger, letzterer an den Löwen anzuschließen ist. Der Leopard nimmt nach Schädel- und Gebißbau eine deutliche Mittelstellung ein und erscheint als eine dem Ausgangstypus der *Pantherinae* entsprechende bzw. ihm sehr nahe stehende Form.

### k) Hyoidbau

Innerhalb der *Pantherinae*, für die der Hyoidbau im ganzen kennzeichnend ist, bestehen in seiner Ausbildung nur wenige Unterschiede. Nach Pocock (1916 a) sind Merkmale, wie die Einlagerung kleiner Knöchelchen im Ligament, bei verschiedenen Individuen der gleichen Art verschieden ausgebildet und die Verknöcherung anderer Teile altersabhängig.

Eine gewisse Sonderstellung scheint lediglich der Jaguar einzunehmen, dessen Hyoid nach Pococks Beschreibung am ursprünglichsten erscheint,

d. h., bei ihm ist das elastische Ligament deutlich kürzer als beim Leopard und erscheint das Epihyale nur zum Teil zu ersetzen, bzw. zwischen Epi- und Ceratohyale eingeschoben zu sein. Die Beschreibung des Jaguarhyoids von Blainville (1839—1864) sieht Pocock als unrichtig an, indem durch das Vorhandensein eines Epihyauteiles beim Jaguar die Täuschung gleicher Zusammensetzung wie bei den *Felinae* hervorgerufen worden sei. In Blainvilles Abbildung des Jaguarhyoids wird dieser fragliche Unterschied nicht deutlich, bzw. verschieden deutbar.

Die am oberen Ligamentende bei den anderen Arten in manchen Fällen gefundenen Verknöcherungen müssen ebenfalls als Epihyalereste gedeutet werden, so daß diese beim Jaguar lediglich kompakter wären. Zwischen Löwe, Tiger, Leopard und Irbis ist in dieser Hinsicht nach der Beschreibung Pockcs kein gesicherter Unterschied festzustellen.

Deutliche Unterschiede im Bau des Zungenbeinkörpers bestehen dagegen nach Diekmann (1932) zwischen Löwe und Tiger. „Das Tigerzungenbein ist mehr rundlich im Gegensatz zu dem breiten des Löwen und besitzt nach außen gekrümmte Cornua majora. Die knorpeligen Dorsalabschnitte der großen Hörner sind nicht annähernd so stark wie beim Löwen verbreitert und abgeplattet“.

## Ergebnis:

Im Hyoidbau zeigt nach Pocock im Bau des Ligaments höchstens der Jaguar eine gewisse Eigenentwicklung. Löwe und Tiger weisen dagegen nach Diekmann große Unterschiede im Bau des Zungenbeinkörpers auf.

### 1) Zungenbau

Die Anatomie der Zunge wurde von Sonntag (1923) in vergleichender Hinsicht untersucht. Von den *Pantherinae* lag dabei Material für alle Arten mit Ausnahme des Irbis vor. Zwischen den vier *Panthera*-Arten stellt er verschiedene Beziehungen in Gestalt und Anordnung der einzelnen Zungenelemente fest, so daß keine eindeutigen Aussagen über Zusammengehörigkeit oder Trennung der Arten gemacht werden können. Als am ursprünglichsten ausgebildet erscheint die Leopardenzunge; ihr ähnelt in gewisser Hinsicht die Zunge des Nebelparders als außenstehender Art. Durch ein auffallendes, sonst bei keiner anderen Katze entwickeltes Merkmal, nämlich die Trennung von der Epiglottis durch ein glattes Schleimhautstück ohne Papillen, lassen sich Löwe und Jaguar verbinden: (Tabelle nach Sonntag)

- I. Zunge von der Epiglottis durch ein langes glattes Schleimhautstück getrennt . . . . . *Panthera leo*, *Panthera onca*
- II. Zunge von der Epiglottis nicht durch eine lange glatte Schleimhaut getrennt.
  - a) Papillae spinosae schwach . . . . . *Panthera tigris*
  - b) Papillae spinosae stark . . . . . *Panthera pardus*

## Ergebnis:

Aus dem Bau der Zunge sind nach den Untersuchungen Sonntags kaum sichere Verwandtschaftsaussagen für sämtliche Arten zu machen. Zusammengehörig erscheinen Löwe und Jaguar; der Leopard zeigt ursprünglichere Ausbildung.

## 2. Vergleich physiologischer Merkmale

### a) Zahndurchbruch und -wechsel

Die zeitliche Aufeinanderfolge des Erscheinens der Milchzähne sowie die Abfolge im Zahnwechsel wurde von Schneider (1959) für den Löwen eingehend auf der Grundlage eines großen Materials, für die anderen Großkatzen dazu ergänzend untersucht. Seine Ergebnisse sind hier somit von Bedeutung, wie sie Unterschiede oder Ähnlichkeiten der einzelnen Arten untereinander erkennen lassen. Zu diesem Zweck wurden die Tabellenwerte Schneiders in ein Kurvendigramm übertragen, das sowohl die absoluten Durchbruchzeiten für die Milchzähne der daraufhin untersuchten Arten zeigt, als auch rasch die arttrennenden bzw. verbindenden Merkmale festzustellen erlaubt (Taf. XIV, Fig. 46). Die Durchbruchfolge in Unter- und Oberkiefer wurde dabei getrennt dargestellt, um unnötige Komplikationen der Auswertung zu vermeiden.

Bei dieser Auswertung zeigt sich folgendes: Im Erscheinen des Backenzahnggebisses ähneln sich die Kurvenbilder aller Arten sehr stark, lediglich die Steilheit der Kurven, die die zeitliche Dauer zum Ausdruck bringt, ist je nach Körpergröße der entsprechenden Art verschieden. Es zeigt sich darin eine Korrelation der Größe mit der Entwicklungsdauer. Eine geringe Abweichung bei diesen Kurven ist nur aus der Oberkieferfolge des Tigers zu ersehen, die von den anderen Arten auf Grund einer zeitlichen Beschleunigung zwischen p3- und p4-Durchbruch etwas verschieden ist.

Starke Unterschiede zeigen sich dagegen im Erscheinen des vorderen Gebißteiles. Im Kurvenverlauf für den Oberkiefer entsprechen sich im Prinzip auf der einen Seite Löwe, Leopard und Jaguar, auf der anderen Tiger, Puma und Hauskatze; für den Unterkiefer einerseits Löwe und Leopard, andererseits Jaguar, Tiger, Puma und Hauskatze. Dabei zeigt der Jaguar den anderen drei Arten gegenüber durch veränderte Kurvensteilheit zwischen c und i3 eine gewisse Abweichung.

In der Beziehung Unterkiefer zu Oberkiefer lassen sich ebenfalls zwei Gruppen unterscheiden, wobei in der ersten aber nur eine Art, nämlich der Löwe steht, bei dem der Unterkiefer dem Oberkiefer beim Erscheinen der ersten Schneidezähne vorangeht. Bei der zweiten Gruppe geht der Oberkiefer dem Unterkiefer zeitlich voran. Dazu gehören Tiger, Jaguar, Puma und Hauskatze. Vermittelnd zwischen beiden Gruppen steht hier der Leopard, bei dem Unterkiefer- und Oberkieferzähne gleichzeitig den Durch-

bruch beginnen. Innerhalb der Gattung *Panthera* kann so auch eine graduelle Folge festgestellt werden, wobei beim Löwen der Unterkiefer in geringem Maße in der Entwicklung vorangeht, beim Leoparden Gleichzeitigkeit herrscht, beim Jaguar der Oberkiefer um ein geringes vorangeht und beim Tiger schließlich der Oberkiefer sehr stark bevorzugt wird.

Im gesamten erscheint innerhalb der Gattung *Panthera* demnach der Tiger als dem Löwen am entferntesten verwandt, da er in allen Punkten die stärkste Abweichung von jenem aufweist. Dem Löwen nahe steht der Leopard. Zwischen letzterem und dem Tiger vermittelt der Jaguar, der zu beiden Ähnlichkeiten erkennen läßt. Die Durchbruchfolge des Tigers erscheint dabei als die ursprünglichere, da sie in gleicher Weise bei Puma und Hauskatze aus der Unterfamilie der *Felinae* auftritt. Die Zahnfolge beim Löwen wäre also als abgeleitet anzusehen, über Zwischenformen, wie sie bei Jaguar und Leopard auftreten.

Zum Zahnwechsel liegen nur wenige Beobachtungen vor, die erkennen lassen, daß er beim Löwen mit etwa 9 Monaten einsetzt, beim Leoparden mit etwa 7, bei Jaguar und Tiger anscheinend ebenfalls mit etwa 7 Monaten. Die Erscheinungsfolge der bleibenden Zähne konnte Schneider nur beim Löwen näher untersuchen, und es ergab sich dabei folgende Reihenfolge: I1, I2, M<sub>1</sub> (?), P<sup>2</sup> (?), I3, C, P<sup>4</sup>, P<sup>3</sup>, P<sub>4</sub>, P<sub>3</sub>, M<sup>1</sup>. Als erster endgültiger Teil des Backenzahnggebisses wird demnach die Brechschere aus P<sup>4</sup> und M<sub>1</sub> angelegt. Der M<sup>1</sup>, der funktionell ebenfalls zu ihr gehört, wenn auch mit sehr untergeordneter Rolle, scheint demnach etwas deplaziert durchzubrechen, kommt er doch auch bei der Hauskatze (Hemmer, 1966) an der eigentlich zu erwartenden Stelle in der Reihenfolge, etwas vor oder etwa gleichzeitig mit P<sup>4</sup>. Die Unstimmigkeit beim Löwen mag vielleicht z. T. auf Beobachtungsschwierigkeiten beim lebenden Tier zurückzuführen sein.

Eine Untersuchung Pockocks (1916b) über den Zahnwechsel des Irbis zeigt die gleiche Folge wie bei der Hauskatze. Diese Zahnfolge: I1, I2, M<sub>1</sub>, P<sup>2</sup>, M<sup>1</sup>, I3, C, P<sup>4</sup>, P<sup>3</sup>, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> erscheint als die für die Feliden ursprünglich typische, von der die Wechselfolge des Löwen mit späterem Erscheinen der M<sup>1</sup> und der Folge P<sub>4</sub>, P<sub>3</sub> anstatt P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> sekundär abgeleitet ist. Durch eine Untersuchung von Schädeln im Stadium des Zahnwechsels von Leopard, Jaguar und Tiger konnte ebenfalls ein frühes Erscheinen der M<sup>1</sup> gesichert werden, während für diese Arten für die Reihenfolge von P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> noch keine sichere Aussage gemacht werden kann.

## Ergebnis:

Die Befunde Schneiders (1959) über die Zahndurchbruchfolge und den Zahnwechsel der Großkatzen wurden in Kurvenform aufgetragen und in vergleichender Hinsicht ausgewertet. Es zeigt sich, daß der Tiger innerhalb der Gattung *Panthera* dem Löwen am entferntesten steht und die Verbindung dieser beiden Extreme durch den Leoparden, der noch eng an den Löwen anzuschließen ist, sowie durch den Jaguar hergestellt wird. Die

Durchbruchsfolge des Tigers erscheint dabei als die ursprüngliche. Im Zahnwechsel zeigt der Irbis die als felidentypisch erscheinende Folge, gleichermaßen wenigstens zum Teil Tiger, Jaguar, Leopard, während die Wechselfolge des Löwen ihnen gegenüber sekundär etwas verändert erscheint.

#### b) Der Harnstoffwechsel

Untersuchungen über die Zusammensetzung des Großkatzenharns und ihre Veränderung in verschiedenen physiologischen Phasen der Tiere wurden von Stohl (1957) vorgenommen. Er stellt dabei fest, daß die prozentuale Verteilung des mit dem Harn ausgeschiedenen Gesamt-Stickstoffs (in Form von Harnstoff, Ammoniak, Kreatin, Kreatinin) bei gutem Gesundheitszustand der Tiere etwa bei allen Arten gleich ist und den bei den übrigen Säugetieren festgestellten Werten entspricht.

„In Perioden dagegen, in denen die allgemeine Kondition der Tiere keineswegs als gut zu bezeichnen war, und das Geschlechtsleben der Tiere Störungen aufwies, traten in der prozentualen Verteilung des ausgeschiedenen Gesamt-N Veränderungen auf.“

Es stellte sich heraus, daß diese Verschiebungen in der Gesamt-N-Verteilung (Ammoniak + Harnstoff/Kreatinin + Kreatin) sich bei Löwe, Tiger, Leopard und Puma ziemlich entsprachen, am besten sogar bei den letzten beiden Arten. Völlig abweichend war dagegen die Reaktionsnorm des Jaguars.

Stohl bringt diese Befunde mit der Verwandtschaft der Arten in Zusammenhang, wobei der Jaguar eine sehr abseitige Stellung einnähme. Wir müssen uns dabei aber bewußt sein, daß diese Unterschiede auf physiologischen Reaktionen bei mehr oder weniger pathologischen Zuständen der Tiere beruhen, also in dieser Hinsicht mit Vorsicht für vergleichende Schlüsse zu verwerten sind. Dennoch ist die Parallelität der Reaktionen besonders von Leopard und Puma, für die Stohl ein Diagramm zeichnet, auffällig, und der Jaguar unterscheidet sich außerordentlich stark davon.

Wenn sich die beobachteten Unterschiede bei der Untersuchung weiterer Individuen als durchgehend erweisen, käme hierin dem Jaguar eine Sonderstellung gegenüber den anderen Arten der *Pantherinae* und auch dem Puma als Feline zu, die als nach Abspalten des Jaguars vom gemeinsamen Stamm erfolgte physiologische Sonderentwicklung angesehen werden müßte.

#### Ergebnis:

Nach Stohls (1957) Untersuchungen des Großkatzenharns nimmt der Jaguar im Harnstoffwechsel gegenüber den anderen Arten eine abseitige Stellung ein, die aber nichts über Verwandtschaftsverhältnisse aussagen kann, da sie einzig dasteht und somit als Sonderentwicklung des Jaguars anzusehen wäre.

## c) Fettverteilung in den Nephronen

Ansehnliche Fettmengen in Tröpfchenform in den Nierenkanälchen scheint ein Charakteristikum der Feliden zu sein. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein Exkretionsphänomen, das dieser Gruppe zu eigen ist. Hewer et al. (zit. nach Stranack, 1962) fanden, daß bis zu 20 g Fett pro Tag sowohl von männlichen als auch von weiblichen Tigern ausgeschieden werden. Die Verteilung der Fetttröpfchen in den Nephronen sowie ihre Größe variiert zwischen den Arten z. T. ziemlich stark, aber auch innerhalb einer Art bei verschiedenen Individuen, jedoch nicht bei einem Individuum zwischen den Nephronen der gleichen Niere.

Die Unterschiede, die zwischen den Arten festgestellt sind, stellt Stranack (1962) in einer Tabelle zusammen, die hier in leichter Veränderung wiedergegeben sei, da sie für unsere Fragestellung von Interesse ist (Tabelle 2).

## Abkürzungserklärung:

- A = Proximaler gewundener Tubulus (= Tubulus contortus I)  
 B = Terminalsegment des proximalen Tubulus  
 C = Dünner Schenkel der Henleschen Schleife  
 D = Weiter Schenkel der Henleschen Schleife  
 E = Distaler Tubulus (= Tubulus contortus II)  
 F = Sammelkanal  
 + = Sehr kleine Tröpfchen  
 +++ = Große Tröpfchen  
 L = Tröpfchen im Lumen  
 C = Fettpfropfen im Lumen

Tabelle 2:

	A	B	C	D	E	F
<i>Panthera pardus</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Panthera onca</i>	+	+C	—	—	L	—
<i>Panthera leo</i>	+	+C	—	—	L	—
	+	+++				
<i>Panthera tigris</i>	bis +++	+	—	—	L	—
	+					
<i>Prionailurus viverrinus</i>	bis +++	?	—	—	—	—
<i>Felis catus</i>	+++	+++	—	—	L	—
<i>Leptailurus serval</i>	+++	L	—	L	L	—
<i>Acinonyx jubatus</i>	+	+	—	—	—	—

Nach dieser Tabelle zeigen die *Panthera*-Arten untereinander ziemlich ähnliche Erscheinungsform, die aber auf Grund der großen Variationsbreite des Tigers, der allein daraufhin in mehreren Exemplaren untersucht ist, nicht gegen die *Felinae* abgegrenzt werden kann. Nach dem vorliegenden Bild, das sich eben wegen dieser Variationsbreite bei weiteren Untersu-



chungen noch ändern kann, zeigen Löwe und Jaguar Übereinstimmung, gleicherweise aber auch Leopard und Gepard, so daß eine systematische Bewertung nach diesem Merkmal nicht möglich erscheint.

#### Ergebnis:

Die Befunde Stranacks über die Fettverteilung in den Nephronen wurden vergleichend betrachtet; es lassen sich nach diesem Merkmal keine sicheren Beziehungssetzungen herstellen.

#### d) Serumeiweißbild

Serumuntersuchungen an verschiedenen Feliden (Löwe, Leopard, Tiger, Serval und Hauskatze) zeigen nach Schmitt & Klöppel (1962) keine besonderen Unterschiede zwischen den Arten: „Eine Gegenüberstellung der Ergebnisse läßt erkennen, daß die Blut(serum)eiweißwerte sämtlicher untersuchten Feliden grundsätzlich übereinstimmen, und daß sogar quantitativ, soweit es sich um gesunde Tiere handelt, kaum Unterschiede bestehen“. Zum gleichen Ergebnis kommt Pauly (1962; zit. nach Leyhausen, 1963), der zwischen Löwe, Hauskatze, Karakal und Gepard keine verwertbaren Unterschiede findet.

#### Ergebnis:

Serologische Unterschiede lassen keine Schlüsse zur systematischen Stellung der Arten zu, da das Serumeiweißbild bei allen Feliden sehr ähnlich ist.

#### e) Sinnesleistungen

Exakte experimentelle vergleichende Untersuchungen über die Sinnesleistungen der großen Katzen fehlen fast noch durchweg und sind in zoologischen Gärten auch kaum durchführbar. Wir sind daher vorerst darauf angewiesen, die verschiedenen vorliegenden Freilandbeobachtungen auszuwerten.

Der Gesichtssinn scheint eine der wichtigsten Rollen bei der Jagd zu spielen. Er ist dementsprechend gut ausgebildet, scheint in der Sehschärfe jedoch nur wenig besser als der des Menschen zu sein. Für den Luchs als Vertreter der *Felinae*, der ja sprichwörtlich gute Augen besitzen soll, wurde dies von Lindemann (1950) experimentell bestätigt. Nach Feststellungen Carrs (1962) übertrifft der Gesichtssinn des Löwen den des Menschen allerdings doch merklich. Für andere Pantherkatzen liegen noch keine Befunde vor.

Eindeutig besser als das des Menschen ist das Gehör der betreffenden Arten entwickelt. Für den Luchs als außenstehende Art wurde das wiederum

von Lindemann exakt nachgeprüft, der eine annähernd doppelte Hörweite dem Menschen gegenüber feststellen konnte. Für den Löwen macht Guggisberg (1960) die entsprechende Angabe (Aussagen über die Stellung des Beobachters zu Löwe und Geräuschquelle fehlen leider):

„Das Gehör ist bestimmt sehr scharf, denn die runden Ohren sind ständig in Bewegung, und das ferne, für uns Menschen kaum vernehmbare Grunzen eines Artgenossen oder der gedämpfte Ruf eines Schakals von den Hügeln jenseits des Tales erzeugt eine augenblickliche Reaktion. Wie oft habe ich es erlebt, daß Löwen plötzlich angestrengt in die Steppe hinaus lauschten, während meine eigenen Ohren nicht das leiseste Geräusch aufzufangen vermochten!“

Gleiches dürfte für Tiger und Leopard gelten, für die von indischen Sportjägern immer wieder mitgeteilt wird, daß das leiseste fremde Geräusch beim Ansitz die Tiere zur äußersten Vorsicht bringe oder sie zum Rückzug bewege.

Über den Wert des Geruchssinns liegen recht widersprechende Meinungen vor, jedoch ist er nach den mitgeteilten Beobachtungen jedenfalls besser als beim Menschen entwickelt. Für den Löwen haben wir verschiedene sichere Beobachtungen zur Verfügung (Adams, 1960 und 1961; Carr, 1962; Guggisberg, 1960), nach denen er sogar Geruchsspuren recht gut zu folgen vermag, was bei seiner Jagd in manchen Fällen eine große Rolle spielen dürfte. Gleichfalls sind Löwen fähig, mit dem Wind herangeführte Geruchsspuren aufzunehmen, indem sie mit vorgestrecktem Kopf in der Luft schnüffeln (Adams, 1960).

Für den Tiger wurde meist das Gegenteil behauptet (Zusammenfassung darüber bei Burton, R. G., 1933); dennoch ist auch ihm die Fähigkeit zur geruchlichen Orientierung, wohl größer als die des Menschen, nicht abzusprechen. Macdonald (1930) teilt eine Beobachtung einer sich eindeutig an einer Geruchsspur orientierenden Tigerin mit. Ähnliche Beobachtungen von Tigern, die Geruchsspuren folgten, berichtet auch Burton (1933). Während meiner Zoobeobachtungen konnte ich oft sehen, wie Tiger wie Hunde am Boden schnupperten, ohne Zweifel, um sich über einen anhaftenden Geruch zu unterrichten, desgleichen auch Leoparden, Jaguare und Irbisse.

Dagegen scheint es dem Tiger weniger möglich zu sein, sich über einen Geruch zu orientieren bzw. diesen überhaupt zu erkennen, der in der Luft liegt und nicht am Boden verhaftet ist. In diesem Zusammenhang mag eine Beobachtung Corbetts (1955) angeführt werden, nach der 2 Tigerjunge auf der Suche nach einem verdeckt liegenden, aber bereits stärker riechenden Kadaver in kürzester Entfernung mehrmals an ihm vorbeiliefen, ohne geruchlich auf ihn aufmerksam zu werden.<sup>6)</sup>

<sup>6)</sup> Nach Drucklegung des Manuskriptes erschien das Buch von R. Perry: *The world of the tiger* (Atheneum, New York 1965), in dem ein ganzes Kapitel der geruchlichen Fähigkeit des Tigers gewidmet ist. Perry zitiert hier Beobachtungen, nach denen sich Tiger auch über in der Luft liegende Gerüche orientieren.

Der Geschmackssinn wurde von Lindemann im Vergleich zum Luchs untersucht, und zwar mittels bitter und sauer vergällter Fleischstückchen für die Arten Löwe, Tiger und Leopard. Er fand dabei, daß von diesen drei Arten der Leopard geschmacklich am stärksten differenziert, der Tiger weniger, und der Löwe geschmacklich am indifferentesten reagiert.

Über den Tastsinn im Vergleich der Arten untereinander oder zu anderen Feliden liegen keine Beobachtungen vor. Für den Tiger vermutet Ismail (1960), daß die langen Schnurrhaare möglicherweise als Indikatoren für die Windrichtung dienen könnten, die im dichten Dschungel für den Menschen nicht spürbar ist, die der Tiger aber doch irgendwie erfassen muß, da er sich beim Anpirschen an die Beute danach richtet.

## Ergebnis:

Unterschiede in den Sinnesleistungen der einzelnen Arten sind nach den bisherigen Feststellungen kaum vorhanden oder lassen keine Schlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse zu.

### 3. Vergleich von Verhaltensmerkmalen

#### a) Stimme

Vergleichende Untersuchungen zur Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen an Hand der Stimmäußerungen bei den Pantherkatzen wurden bislang nur von Leyhausen (1950) durchgeführt.<sup>7)</sup> Er beschäftigt sich dabei nur mit dem Brüllen und dem Begrüßungsprusten und läßt die anderen Stimmäußerungen außer acht. Bei der Besprechung des Gebrülls unterscheidet er dreierlei: a) die Lautgebung, der Klang, b) die Mechanik, die Koordination der dabei tätigen Muskeln, c) die soziale Funktion.

Zu a): Leyhausen stellt fest, daß der Tigerruf heller ist als der des Löwen. Letzterer endet mit einem „chch“ (wie in „ach“), das in der Regel mehrmals nachgestoßen wird. Dieses Ende, ohne jedoch direkt nachzustoßen, kann auch bei alten Tigern ähnlich klingen. Der Löwe bringt bei stärkerer Intensität des Gebrülls Rufserien, mit ziemlich gleichmäßigen Abständen der Einzelrufe, an die lange Nachstoßserien anschließen; diese unterbleiben nur bei geringer Intensität. Leopard und Jaguar brüllen ähnlich; bei diesen ist jedoch das Nachstoßen des Löwen der Hauptteil, die Einzelrufe werden in gleichbleibender Lautstärke und während des Ein-

<sup>7)</sup> Leider erst nach Abschluß des Manuskriptes erhielt der Verfasser von der Arbeit Tembrocks (Methoden der vergleichenden Lautforschung, Symposium Theriologicum in Brno 1960: 329—338, Praha 1962) Kenntnis, worin nach Untersuchungen von Reschke Beziehungen der Lautformen der Feliden zueinander erörtert werden. Für die Pantherkatzen bespricht Tembrock dabei kurz Mauzen, Brüllen und Nachstoßen.

ziehens und Ausstoßens der Luft hervorgebracht, so daß Ton und Rhythmus einer Säge entsteht. Davor wird nur ein kurzer, ziemlich heller Anfangsschrei gebracht, der auch unterbleiben kann. Vom Tiger werden dagegen wie vom Löwen oft Rufserien ausgestoßen, jedoch mit sehr unregelmäßigen Abständen zwischen den Einzelrufen, ohne Nachstoßen.

Zu b): Leyhausen zeigt, daß in der Mitarbeit der Körpermuskulatur beim Gebrüll Übereinstimmung bei Löwe, Leopard und Jaguar, deutlicher Unterschied aber zum Tiger besteht. Bei größerer Intensitätsstufe des Gebrülls stehen die ersten Arten mit Parallelstellung von Vorder- und Hinterbeinen und mit in eine Linie gestrecktem Kopf und Hals; bei den einzelnen Rufen arbeitet die Thorax- und Abdominalmuskulatur stark mit und zieht den Körper in krampfhaften Stößen zusammen. Der Tiger ruft dagegen stets im Gehen, eine Mitarbeit der Muskulatur ist dabei kaum oder nicht sichtbar.

Zu c): Nur bei Löwen gibt es ein Chorgebrüll mehrerer Tiere. Wenn einer beginnt, fallen einige oder alle anderen Löwen einer Gruppe fast immer mit ein. Das Gebrüll des Tigers bleibt von Artgenossen unbeantwortet. Die soziale Wichtigkeit des Gebrülls beim Löwen scheint deutlich (Häufigkeit des Brüllens, Beantworten durch andere Individuen, Chorgebrüll); in manchen Fällen sind auch direkte Beziehungen zwischen zwei Individuen festzustellen, die sich gegenseitig antworten.

Der eigentümlich prustende Laut, den Tiger bei Annäherung von Artgenossen als Zeichen freundlicher Gesinnung von sich geben, wird von Leyhausen als „Begrüßungsprusten“ bezeichnet. Nach seinen Angaben besitzt keine andere Großkatze einen entsprechenden Laut.

Soweit die Ergebnisse Leyhausens. Es ist nun unsere Aufgabe, diese Angaben für das Gebrüll stark zu ergänzen und z. T. richtigzustellen und auch die anderen Stimmäußerungen näher zu untersuchen. Wir müssen uns dabei jedoch immer bewußt bleiben, daß eine wirklich umfassende Kenntnis von der Lautgebung und ihrer Funktion erst nach eingehendem Freilandstudium der betreffenden Arten möglich sein wird.

Das Brüllen: Zur klareren Definition wollen wir hier als „Brüllen“ nur die Lautfolge bezeichnen, die aus einer Serie, beim Tiger auch oft nur ein oder zwei, lauter, röhrender Rufe ähnlichen Klanges besteht.<sup>8)</sup> Die Nachstoßserien des Löwen seien primär nicht hierher gezählt, denn diese können auch, im Gegensatz zu der Auffassung Leyhausens, durchaus bei stärkerer, wenn auch nicht bei stärkster Brüllintensität fehlen, dagegen andererseits auch beim Gebrüll schwächerer Intensität gebracht werden. Das von Leyhausen ebenfalls beschriebene, diesen Nachstoßserien entsprechende Leoparden- und Jaguarbrüll sei hier vom „Brüllen“ abgetrennt, und, seinem Klang nach, als „Sägen“ bezeichnet und gesondert behandelt.

Nach dieser Definition besitzen alle vier *Panthera*-Arten ein Brüllen in ähnlicher Ausführung. Am vollkommensten ist es beim Löwen ausgeprägt, wo die Einzelrufe auch am lautesten werden, in der Klangfarbe, Zeitdauer

<sup>8)</sup> Homotype Lautfolge nach T e m b r o c k (1962).

und Klangfolge jedoch stark variieren, sowohl nach Alter und Geschlecht als auch nach Intensität des Brüllens selbst. Die Abstände zwischen den Einzelrufen einer Brüllserie sind ebenfalls variabel, meist aber recht kurz, dem Einatmen entsprechend.<sup>9)</sup> In voller Intensität, mit der unten zu behandelnden Nachstoßserie, kann das Brüllen des Löwen in der Normalform etwa folgendermaßen wiedergegeben werden (ch wie in „ach“):

„oōóóchch — oūūóchch — oūūóchch — oūūóchch — ūūóchch — ūóchch — óchch — chch — chū — chū — chū — chū — chū — chū — chū — ch“.

Individuell ist das Gebrüll dabei beim Löwen sehr verschieden, so daß oft die einzelnen Individuen allein nach ihrer Stimme erkannt werden können. Bei einem Löwen des Zoos Amsterdam besteht der Einzelruf einer Brüllserie meist sogar aus zwei getrennten Silben.

Über homologe Lautäußerungen verfügen Leopard und Jaguar. Diese sind jedoch nur außerordentlich selten zu hören und dadurch den meisten Beobachtern bisher völlig entgangen. Vom Jaguar habe ich über diese Stimme Beobachtungen sowohl von einem männlichen als auch von einem weiblichen Tier, und zwar vom gleichen Beobachtungstag, an dem die beiden Partner getrennt waren, infolge Jungenaufzucht durch das ♀.

Das Brüllen dieser Art ist weit leiser als beim Löwen, und in dieser Hinsicht eigentlich kaum als „Brüllen“ im Sinne lauter Lautäußerung zu bezeichnen, aber stark an schwaches Löwengebrüll erinnernd, in der Klangfarbe etwas heller. Es wird in kurzen Rufreihen von vier bis sechs Einzelrufen ausgestoßen. Der Körper der Tiere zeigt dabei die für den Löwen beim Brüllen typische und von Leyhausen beschriebene Mitarbeit der Muskulatur. Dieses Brüllen wurde sowohl beim stehenden als auch beim sitzenden und liegenden Tier beobachtet, wie es in gleicher Weise beim Brüllen des Löwen bei schwacher Intensität vorkommt (Taf. XV, Fig. 47).

Beim Ruf des ♀ war kein Nachstoßen bemerkbar, während beim ♂ jeder Einzelruf mit einem äußerst schwachen Nachstoßen schloß. Lautlich könnte dieses Jaguarbrüllen etwa mit „aōó(ch) — aōó(ch) — aōó(ch) — aōó(ch)“ umschrieben werden. Die Pausen zwischen den Einzelrufen sind ziemlich gleich lang, die Lautstärke nimmt gegen Schluß etwas ab.

Ein diesem ziemlich genau entsprechendes, ebenfalls schwaches Brüllen hörte ich in zwei Fällen auch von Leoparden, ebenfalls in kurzer Rufreihe. Für das Brüllen des Leoparden, sogar in hoher Lautstärke, liegt auch eine Bestätigung aus einer Freilandbeobachtung vor. Mosse (1930/31) beschreibt aus Indien und Afrika zwei Eigenbeobachtungen röhrender Leoparden, wobei nach der einen ein Leopard überraschend lautes Röhren von sich gab, das außerordentlich stark an Löwengebrüll erinnerte. Bei der anderen Beobachtung handelte es sich jedoch in Einschränkung nur um das grollende Röhren eines stark gereizten Tieres, also nicht um ein Brüllen

<sup>9)</sup> Rufabstände nach Tembrock (1962): „Bei den Vorrufen betragen die Pausen etwa 2,5 bis 3,0 Sek. Bei den Hauptrufen schwanken sie (erst ab- dann wieder zunehmend) zwischen 0,6 und 2,2 Sek. Beim Nachstoßen werden die Abstände am Ende größer, zuvor liegen sie ziemlich gleichmäßig zwischen 0,2 und 0,3 Sek., wenn eine längere Reihe (im Mittel 12) vorliegt.“

im oben definierten Sinn. Daß der Leopard in solchem gereizten Zustand außerordentlich laut werden kann, beschreibt auch Corbett (1955) mit der Feststellung, daß „das wütende Gebrüll eines angreifenden Leoparden sehr erschreckend“ ist. Diese Laute gehören aber zu den später zu beschreibenden Kampfklauten.

Das Tigergebrüll ist, obwohl ebenfalls sehr laut, doch klanglich meist heller als das des Löwen und in der Tonfolge von diesem deutlich verschieden. Die Einzelrufe können in stark wechselnder Zahl und mit ungleich langen Zwischenpausen aufeinander folgen. Sie erinnern in der Klangfarbe etwas an das Brüllen des Jaguars, das jedoch noch heller ist, und variieren ebenfalls geschlechts- und altersmäßig stark, wiederzugeben im Durchschnitt etwa als: „āāāóung“ oder „ōōōúng“ bis zu „āāōúch“ (weder reines „a“ noch reines „o“, sondern in verschiedenen Abstufungen zwischen a und o liegend). Das Ende des Einzelrufes kann bei alten ♂♂, wie in der letzten Umschreibung angedeutet, einen kurzen Nachstoß erhalten, der jedoch nie so lange und deutlich wird wie beim Löwen.

Als auffälligen Unterschied zu den anderen drei Arten zeigt der Tiger während dieses Brüllens keine Muskelmitarbeit in dem Maße wie Löwe, Leopard und Jaguar, sondern ruft, wie Leyhausen bereits beobachtete, im Gehen. Die anderen Arten sind dagegen derartig von dieser Lauterzeugung in Anspruch genommen (Leyhausen, 1950), daß sie bei Beginn des Brüllens die Bewegung unterbrechen, bzw. höchstens in den kurzen Zwischenpausen bei schwächerer Intensität, wie sie bei Leopard und Jaguar meist vorliegt, aus dem Liegen oder Sitzen sich erheben (Taf. XV, Fig. 47). Nach Cooper (1942) kommt es allerdings in ganz seltenen Fällen auch vor, daß Löwen während des Brüllens gehen. Nach meinen eigenen Beobachtungen kann ein Löwe bei den ersten Einzelrufen noch gehen, bleibt dann bei voller Intensität stehen, und nimmt erst während der letzten Rufe der Nachstoßserie die Bewegung wieder auf. Auch in der Bewegungsphase bleibt die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur deutlich, während sie beim Tiger nur in den seltensten Fällen ganz schwach in Erscheinung tritt (vgl. dazu auch Leyhausen, l. c.).

Für die Verwandtschaftsverhältnisse zeigt sich demnach, daß wohl alle Arten ein Brüllen in ähnlicher Weise besitzen, daß aber die ersten drei deutlich zusammengehörig sind durch die Mechanik der Ausführung. Das Brüllen des Tigers erscheint als das ursprünglichere, da es nicht an feste Regeln in Bezug auf Zwischenpausen zwischen den Einzelrufen und Rufreihenlängen gebunden ist und ihm die stark spezialisierte Ausführungsmechanik fehlt.<sup>10)</sup>

Eine abgewandelte Form dieses einfachen Brüllens ist in dem Gebrüll mit Nachstoßserien zu sehen, welche letztere beim Löwen bei größerer Brüllintensität meist folgen und als dann untrennbar zugehöriger Teil des

<sup>10)</sup> Diese Auffassung vertritt auch T em b r o c k (1962): „Im allgemeinen beginnt die Differenzierung mit der Herausbildung einer noch unregelmäßigen und nicht strophig begrenzten Folge gleichartiger (homotyper) Laute. Solche Folgen finden wir bereits beim Serval. Unter der Pantherinen-Gruppe deutet sie sich auch beim Tiger an.“

Brüllens angesehen werden müssen. Bei Leopard und Jaguar führen diese Nachstoßserien des Löwen sozusagen ein Eigenleben, indem sie eine festumrissene Lautfolge darstellen, die vom Brüllen unabhängig ist und im folgenden als „Sägen“ zu behandeln sein wird. Ob sie auch als Nachstoßserien wie beim Löwen an das Brüllen angehängt werden können, kann nach den wenigen Beobachtungen, die mir über das Brüllen dieser Arten vorliegen, nicht entschieden werden, da sie ja, wie oben gesagt, auch beim Löwen nach dem Brüllen fehlen können.

Nach der Beschreibung der Tigerstimme in Brehms Tierleben (1915) kann anscheinend auch der Tiger eine solche kurze Nachstoßserie folgen lassen: „Die Stimme des Tigers ist gewöhnlich ein gedehnter klagender Laut, der mehrmals kürzer und schneller wiederholt und durch ein dreibis viermaliges Hervorstößen des letzten Teiles beendet wird.“ Die Einzelrufe werden dabei jedoch von dem normalen, dort mit „a-o-ung“ umschriebenen Brülllaut unterschieden und entsprechen nach ihrer Beschreibung zweifelsohne dem unten noch zu behandelnden „Partnerruf“. Gleiches berichtet Baikoff (1925); der Wortlaut im Russischen ist dabei dem von Brehm so ähnlich, daß Übernahme von Brehm vermutet werden muß („Gewöhnlich gibt der Tiger einen gedehnten, klagenden Laut von sich, der ziemlich rasch wiederholt wird, und mit 3 oder 4 kurzen Lauten endet“). Als Quelle mit wiederum fast gleichlautendem Text käme eventuell auch Blandford (1888—91) in Frage: „Their usual call is very similar to that of the lion, a prolonged moaning, thrilling sound, repeated twice or thrice, becoming louder and quicker, and ending with three or four repetitions of the last portion of it“.<sup>11)</sup>

Die soziale Funktion des Löwengebrülls liegt auf der Hand, ist in ihren Einzelmöglichkeiten jedoch noch unklar. Einerseits dient das Gebrüll, wie Guggisberg (1960) beobachten konnte, zur Territoriumsmarkierung bei den ♂♂, vielleicht auch als Schreckmittel für die Beutetiere bei gemeinsamer Jagd, andererseits in Beantwortung durch Artgenossen anscheinend als Verständigungsmittel, wird daraus aber auch zum Chorgebrüll der ganzen Gruppe und erscheint nicht zuletzt einfach auch als ein Ventil zur Abreaktion überschüssiger Erregung oder Energie (vgl. dazu auch Leyhausen, 1950). In einer Löwengruppe beginnt oft nur ein ganz bestimmtes Individuum mit dem Brüllen, das dann die Gruppe sozusagen nachzieht. Cooper (1942) stellt jedoch fest, daß dieser Anführer oft nur zeitweilig diese Funktion besitzt, während sie dann auch von anderen Individuen übernommen werden kann. Dabei haben ♂♂ häufiger diese Anführerrollen als ♀♀.

Das Chorgebrüll kann im übrigen nicht nur durch Löwengebrüll selbst ausgelöst werden. Schon Leyhausen bemerkt, daß es im Anschluß an Rufe von Löwen-Tiger-Bastarden erfolgen kann, zieht daraus dann aller-

<sup>11)</sup> Auch Mazák (1965, Der Tiger, A. Ziemsen-Verlag Wittenberg) bezieht sich offensichtlich auf eine dieser Quellen, wenn er schreibt: „Ein andermal kann man einen langgedehnten, wehklagenden, mehrmals wiederholten und mit drei oder vier scharfen Lauten endenden Ton wahrnehmen.“

dings den Schluß, daß diese Rufe also dem Löwen durch ihre löwenähnliche Klangfarbe noch verständlich sind. Daß dies durchaus nicht der Fall zu sein braucht, ist aus verschiedenen eigenen Beobachtungen zu erschließen, nach denen einerseits die Löwen eines Zirkusunternehmens ziemlich regelmäßig auf das Gebrüll eines bestimmten Tigers hin einfielen, anscheinend immer mit dem gleichen Löwen als Initiator, so daß eventuell hier eine persönliche Bindung des Löwen mit dem Tiger bestehen könnte; andererseits beginnt Löwenchorgebrüll im Frankfurter Zoo ziemlich häufig auf laute Stimmäußerungen der Jaguare hin, sei es Grollen oder Sägen, wenn die Tiere im Winter alle in den Innenkäfigen sind. Cooper beschreibt auch, daß bei den von ihm beobachteten Tieren im allgemeinen Chorgebrüll nicht nur vom Brüllen eines Löwen, sondern auch vom gesteigerten Grollen und Röhren, z. B. bei einer Begattung oder bei einem Kampf, ausgelöst wurde.

Der Irbis als letzte Pantherkatze besitzt eine dem Brüllen entsprechende Lautäußerung nicht.

Das Sägen: Diese Stimmäußerung, die fast genau den Ton einer durch Holz gezogenen Säge trifft, ist den Nachstoßserien des Löwen als homolog anzusehen und findet sich bei Leopard und Jaguar. Beim Löwen wird während der im Atemrhythmus folgenden Nachstoßserien nur beim Ausstoßen der Luft ein Einzelruf hervorgebracht. Beim Leoparden entsteht dagegen meist auch beim Einziehen der Luft ein Ton, so daß der Rhythmus doppelt so rasch wird und dadurch dem Ton einer schnell hin- und hergezogenen Handsäge gleicht. Dieser Ton beim Einatmen kann jedoch beim Leoparden genau wie beim Löwen unterbleiben, wenn auch seltener.

Das Sägen kann sofort mit den Nachstoßlauten einsetzen, oder aber durch einen halblauten Ruftönen eingeleitet werden, der sich nicht wiederholt. Am Ende der Serie werden die Einzelrufe etwas leiser und die Pausen dazwischen länger.<sup>12)</sup> Das Sägen des Leoparden wäre so etwa wie folgt zu umschreiben: (Teile in Klammern beim Einziehen der Luft; können fehlen) „aóch — chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (ch) — chu — ch — ch“.

Das Sägen des Jaguars gleicht grundsätzlich dem Leopardensägen, nur folgen bei ihm die Rufe wie beim Löwen in der Nachstoßserie und auch manchmal beim Leopardensägen meist nur beim Ausstoßen der Luft. Beim Einziehen ist manchmal auch nur ein schwacher Atemlaut zu hören, als Zwischenform zwischen dem ruhigen und dem „sägenden“ Einatmen. Der Beginn ist der gleiche wie beim Leoparden, entweder mit einem einzigen Vorruf oder sofort mit den Sägerufen. Individuell bestehen dabei äußerst große Unterschiede; so kenne ich aus dem Tierpark Arnhem eine Jaguarin, deren Sägereihe aus bis zu 36 Einzelrufen besteht, während die Rufzahl normalerweise weit geringer ist.<sup>13)</sup>

<sup>12)</sup> Tembrock (1962) fand mittlere Pausen zwischen den Rufen von 0,07 bis 0,22 Sek.

<sup>13)</sup> Zur Rufreihe des Jaguars sagt Tembrock (1962): „Seine Hauptrufe haben Pausen zwischen 0,07 und 0,14 Sek., gegen Ende vergrößern sie sich auf 0,16 bis 0,64 Sek.“



Zur Funktion des Sägens: Für den Leopard sagt schon Mosse (1930/31), daß das Sägen normalerweise, wenn auch nicht immer, nach seinen umfangreichen Freilandbeobachtungen zu urteilen, einen Ruf nach einem Partner darstellt. Yates (1935) bezeichnet es allerdings, ohne näheren Angaben, als Jagdschrei. Shortridge (1935) stellt fest, daß das Sägen häufiger in der Paarungszeit zu hören ist als sonst.

Das gleiche gilt für den Jaguar, wo das Sägen ebenfalls wenigstens zum Teil als Partnerruf aufzufassen ist. Ich konnte das in großer Deutlichkeit an einem Jaguarpaar feststellen, das ich monatelang in regelmäßigen Abständen immer wieder beobachten konnte. Als das ♀ kurz vor der Geburt von Jungen vom ♂ abgetrennt worden war und dann während der Jungenaufzucht von ihm getrennt blieb, nahm die Häufigkeit des Sägens beim ♂ in auffälliger Weise zu und konnte am frühen Morgen, am frühen Nachmittag und dann wieder gegen Abend in den ersten Wochen nach Abtrennung mit Sicherheit öfters gehört werden, während es sonst, wenn das Paar zusammen ist, oft tagelang nicht vernommen wird. In äußerst seltenen Fällen beginnt das ♀ mit Sägen und das ♂ antwortet darauf sägend. Bei einer Beobachtungsgelegenheit sägte das ♂, das zu dieser Zeit in einem vom ♀ (das gerade ein 6 Monate altes Junges hatte) entfernten Käfig untergebracht war, häufig im Laufe des späten Vormittags. Das ♀ blickte und hörte aufmerksam und gespannt in Richtung des ♂-Käfigs, den es allerdings nicht einsehen konnte. Auf ein erneutes Sägen des ♂ hin lief das ♀ unruhig an der dem ♂ zugekehrten Käfigwand hin und her, setzte sich dann und blickte aufmerksam in die Richtung, stand bei erneutem Sägen sofort wieder auf und lief erneut einige Male hin und her; oder blieb gespannt stehen (Taf. XV, Fig. 54) und lief sofort beim ersten Sägeton wieder.

Das Sägen von Leopard und Jaguar ist demnach in der Hauptbedeutung als ein, mehr noch vom ♂ als vom ♀ angewandter, Ruf nach einem Geschlechtspartner anzusehen, dem eine Funktion bei der Auffindung der Geschlechter zukommt. Daneben dürfte es allerdings auch, wie in ähnlicher Weise das Löwengebrüll, einfach als Ventil für überschüssige Energie gebraucht werden. Wie weit ihm dazu noch eine Bedeutung zur Territoriumsmarkierung zukommt, oder ob diese vielleicht vom Brüllen übernommen wird, kann nur mittels Freilandbeobachtungen geklärt werden.

Daß das Sägen in dieser Form und Intensität beim Löwen als unabhängige Lautfolge nicht vorkommt, sondern als Bestandteil zum Brüllen gehört, mag mit dessen Lebensweise zusammenhängen. Der Tiger ist im Hinblick auf eine dem Sägen entsprechende Lautkombination fraglich und scheint sich darin von Löwe, Leopard und Jaguar zu unterscheiden. Was wir in der bei Baikoff, Blanford und Brehm erwähnten Lautfolge zu sehen haben, bleibt in Hinsicht auf das danach mögliche Nachstoßen vorerst unklar, wird aber vielleicht unten bei dem Versuch der Deutung der Evolution dieser Lautäußerungen verständlicher werden.

Die Mitarbeit der Körpermuskulatur ist beim Sägen von Leopard und Jaguar die gleiche wie beim Brüllen dieser Arten und des Löwen. Bei Be-

ginn des Sägens bleiben die Leoparden normalerweise stehen und strecken Kopf und Hals wie beim Löwen in eine Linie, etwas schräg nach unten (Taf. XV, Fig. 49). Das Ausstoßen der Luft erfolgt unter krampfhaftem Muskeldruck. Beim Ausklingen der Rufreihe bzw. bei den letzten leisen Rufen kann dann langsam der Gang wieder aufgenommen werden.

Jaguare bleiben meist ebenfalls stehen, können aber, trotz noch ersichtlicher Muskelmitarbeit, auch im Gehen sägen (Taf. XV, Fig. 51); desgleichen im Liegen (Fig. 52), sogar in Seitenlage, ohne den Kopf sonderlich zu erheben, und im Sitzen (Fig. 53). Die Muskelmitarbeit ist am geringsten im Gehen und kommt dann den Verhältnissen beim Brüllen des Tigers nahe.

Der Irbis besitzt einen dem Sägen vergleichbaren Laut nicht.

Der Partnerruf: Als „Partnerruf“ bezeichne ich einen Laut, der besonders beim Tiger oft zu hören ist. Leyhausen (1950) erwähnt diesen Ruf nur kurz, indem er schreibt: „Paare reagieren untereinander auf den ‚Werberuf‘, der heller und leiser ist als das Brüllen und nach arrh oder maarrh klingt“. Nähere Angaben darüber macht Leyhausen jedoch nicht.

Von einem Tigerpaar des Frankfurter Zoos war das ♂, nachdem es längere Zeit vom ♀ abgetrennt, aber noch in Hörweite war, gestorben. Von dieser Zeit an war von der Tigerin dieser Laut, den ich von ihr vorher, als das Paar noch zusammen war, nie vernommen hatte, außerordentlich oft zu hören. In den ersten Tagen nach dem Tod des Tigers rief sie fast den ganzen Tag durch. Die Erregung, die sich damit ausdrückte, klang im Laufe der Zeit etwas ab, aber in den folgenden Monaten war dieser Partnerruf doch immer wieder zu hören, wenn auch nur in kurzen Perioden des Tages, auffallenderweise immer nur dann (meist am Abend), wenn die Tigerin im Innenkäfig war, von wo aus sie auch Monate zuvor die Rufverbindung mit dem Tiger hatte. In den Brunftphasen der Tigerin kam dann dieser Ruf weiterhin regelmäßig. Genau Entsprechendes bekam ich von einem Tiger des Zoos Amsterdam berichtet.

Steinbacher (1955) sagt vom Tiger, er habe „laute katzenartige Schreie“, und rufe „vor allem zur Paarungszeit, wenn sich Männchen und Weibchen suchen“. Damit kann nur der Partnerruf gemeint sein. Baikoff (1925) beschreibt für die Brunftzeit Laute ähnlich einer miauenden Katze, nur viel lauter, und gegenseitige Rufe zweier oder dreier Tiger.

Es handelt sich bei diesem Partnerruf um einen gedehnten, klagend klingenden Ruf, etwa wie „āāāw“ (wie englisch „aw“, „a“ zwischen a und o). Die Lautstärke dieses Rufes kann sehr stark wechseln. Einmal kann er ziemlich leise und kurz, nur angedeutet, hervorgebracht werden, ein anderesmal röhrend laut sein und durch Variieren des Endes auch in einen Brüllruf übergehen.<sup>14)</sup> Er kann auch in manchen Fällen lautlich nicht gleich-

<sup>14)</sup> Neuerdings berichtet Schaller nach intensivem Studium des Tigers in freier Wildbahn von diesem Laut („Das Tier“, 6. Jhg., 4: 31–35, 1966): „Sie (die Tiger) vermögen sich über große Entfernungen sehr gut miteinander zu verständigen, und zwar in erster Linie durch ein laut gebrülltes „Au-uuu aa-uuu“ (mit deutlicher Betonung auf dem ersten Vokal), das soviel bedeutet wie „hier bin ich“ und mehrmals wiederholt wird.“

bleibend stark sein, sondern an- und abschwellen, dabei auch verdoppelt sein, indem nach dem Abschwellen nochmals ein rasches Anschwellen auf volle Lautstärke erfolgt, oft im zweiten Teil noch lauter als im ersten. Eigentlich ist dieser Laut als einfaches Katzenmauzen anzusehen bzw. aus diesem entstanden zu denken, das in höchste Lautstärke gesteigert und dabei verändert wurde.<sup>15)</sup>

Das Vorkommen dieses Rufes neben dem normalen Brüllen und die Möglichkeit des Gebrauchs beider Rufe kurz hintereinander vom gleichen Tier, also das oben beschriebene Übergehen in den Brüllruf durch Veränderung des Endes des Partnerrufes, bestätigt D a l y (1929) nach einer Freilandbeobachtung. Er beobachtete, daß ein Tiger durch Lautnachahmung angelockt werden konnte und darauf antwortete.

Es konnte sich dabei nur um den Partnerruf handeln, da ein Tiger auf das Brüllen eines Artgenossen nicht antwortet und auch dadurch nicht angelockt wird, was aber von einem Partnerruf als selbstverständlich vorauszusetzen ist: „I noticed when the animal was calling that there were two distinct calls. One was the usual ‚Aough‘ with the ‚Ugh‘ very deep and drawn out, and the other sounded exactly like an Indian saying ‚Aw‘ (come).“

Von einer ganz ähnlichen Beobachtung berichtet auch M o r r i s (1931 a). Von einem Tigerpaar mit fast erwachsenen Jungtieren hatte der Autor die Tigerin weggeschossen. Der Tiger streifte danach die ganze Nacht in der Nähe herum, dauernd brüllend: „as he drew near (= an die tote Tigerin) he would halt and vary his call to a short ‚Ar-r, Ar-r‘ (= Partnerruf!) and then the deep ‚Ar-r-o-ung‘ (= Brüllen)“.

Ähnlich wie D a l y konnten auch C o r b e t t (1949) und A n d e r s o n (1955) verschiedene Male Menschenfressertiger, die nach einem Partner oder einer Partnerin riefen, durch Rufnachahmung heranlocken und erlegen.

Eine weitere Zoobeobachtung, die gleichfalls die Funktion dieses Lautes als Partnerruf zeigt, teilt S c h n e i d e r (1932) mit: Zwei Inseltiger „werden bei bereits ausklingender Paarung nach 3-stündiger Trennung in die Freianlage gelassen. Das ♂ harnt, ..., alsdann springt er hinauf zu seinem Ruheplatz. Das ♀ legt sich zunächst auch, erhebt sich aber in der seiner Hitze entspringenden Unruhe, beriecht den Boden und das bespritzte Gitter, flehmt mehrmals, springt dem ♂ ein Stück entgegen, kehrt zurück, wandert umher, legt sich wieder und beginnt wie klagend zu rufen, — bis das ♂, das nun auf sie aufmerksam geworden ist, wieder zu ihr kommt“.

Einen dem Tigerpartnerruf homologen Laut besitzt der Jaguar, allerdings mir nur vom ♀ bekannt. In voller Lautstärke klingt er dem Partnerruf des Tigers außerordentlich ähnlich, ist in manchen Fällen kaum oder

<sup>15)</sup> Gleiches stellte T e m b r o c k (1962) fest: „Alle Übergangsformen vom Mauzen zum Brüllen finden sich bei *Panthera tigris*. Zunächst scheint die Lautform vom Mauzen ausgehend sich zum Brüllen hin entwickelt zu haben, dessen zweite Lauthälfte in der Tonhöhe absinkt. Bei veränderter Artikulation erklingt dann das Brüllen, dessen zweite Hälfte ein tieferes Nachstoßen ist.“

überhaupt nicht von diesem unterscheidbar, meist aber doch dadurch zu trennen, daß er etwas kürzer und am Ende wie abgehackter ist, etwa wie „aao“, oft geringfügig heller als der Tigerruf. Zu beschreiben wäre er als lautes hartes Mauzen; bei leiserer Ausführung entspricht er einem Mauzen dabei noch besser und läßt kaum Zweifel an der Homologie dieses Lautes mit Mauzlauten anderer Feliden, z. B. der Hauskatze.

Andererseits entspricht er in lauter Ausführung noch mehr dem Brülllaut des Jaguars als der Partnerruf des Tigers dessen Brülllaut, obwohl auch, wie gezeigt, diese Laute beim Tiger ineinander übergehen können. Dieser Jaguarruf besitzt ebenfalls die Bedeutung eines Partnerrufes, nach einer Beobachtung einer Junge führenden Jaguarin, die nur durch eine Gittertür vom ♂ getrennt war. Sie drängte sich dabei an diese Gittertür heran, langte mit den Pranken hindurch und versuchte, hindurch zu kommen, während sich auf der anderen Seite das ♂ aufhielt. Dabei ließ sie in leiser Ausführung diesen klagenden Ruf hören.

In anderen Fällen ist die Funktion nicht ganz eindeutig zu ersehen. Die Erschwerung kommt hauptsächlich dadurch, daß ich den Ruf nur von ♀♀ mit Jungen hörte, die von ihren ♂♂ in der Zeit der Jungenaufzucht getrennt waren, so daß wohl die Funktion des Partnerrufes in diesen Fällen stets zutreffen konnte, wie bei der oben angeführten Beobachtung, aber der Ruf auch in den Funktionskreis der Jungenaufzucht gehören kann.

Letzteres scheint ebenfalls zum Teil der Fall zu sein. Eindeutig als Verständigungsmittel zu den Jungen dient ein entsprechender Laut leiserer Ausführung, in einer noch stärker dem Mauzen entsprechenden Form, die direkt als Mauzen bezeichnet werden muß. Ähnlich kommt ein leises Mauzen in diesen Fällen auch bei der Tigerin bei Jungenaufzucht vor.<sup>16)</sup> Wir müssen daher unterscheiden zwischen dem Partnerruf als Ruf für den entfernten Artgenossen und dem Mauzen — aus dem auch der Partnerruf als hervorgegangen anzusehen ist —, als Verständigungsmittel zum nahebei befindlichen Artgenossen, und zwar zu den Jungen oder auch dem Geschlechtspartner. Partnerruf und Mauzen können jedoch durch Verstärkung der Lautstärke kontinuierlich aufeinander folgen bzw. auseinander hervorgehen.

Der Partnerruf kann demnach als nur stärker spezialisierte und durch gesteigerte Lautstärke zum Überwinden größerer Entfernungen angepaßte Form des mehr indifferenten Mauzens angesehen werden, das in sich wiederum abgewandelt werden kann, je nach seinem Gebrauch im Bereich der Jungenaufzucht oder des Sexualverkehrs. Andererseits scheint vom Partnerruf her der Schlüssel zum Verständnis der Evolution des Brüllens zu suchen sein.

Wir haben erfahren, daß beim Tiger Partnerruf und Brülllaute abwechseln, z. T. auch ineinander übergehen können und daß beim Jaguar die beiden Laute sich in lauter Ausführung des Partnerrufes klanglich ziem-

<sup>16)</sup> Perry (1965) spricht von „a series of guttural mewling calls“, mit der die Tigerin ihre Jungen heranzuft.

lich stark entsprechen. Unterschiede bestehen beim Jaguar hauptsächlich auch darin, daß beim Brüllen kurze, zusammengehörige Rufserien ausgestoßen werden, und in der deutlichen Muskelmitarbeit beim Brüllen, die beim Partnerruf fehlt oder nur angedeutet ist, wie auch beim Tiger, der den Partnerruf wie das Brüllen im Gehen ausstößt (Taf. XV, Fig. 48). Nach der oben zitierten Beschreibung der Tigerstimme bei Baikoff, Blanford und Brehm kommt beim Tiger aber auch ein Übergang vom Partnerruf zum Brüllen im Hinblick auf die Rufreihe vor, da diese dort beschriebenen Laute ganz klar Partnerrufe darstellen.

Vom Leoparden habe ich selbst einen dem Partnerruf vergleichbaren Laut noch nicht gehört. Steinbacher (1955) sagt jedoch für den Leoparden, daß er katzenartige laute Rufe habe, die er in der Paarungszeit hören läßt. Diese Beschreibung entspricht fast genau auch seiner Beschreibung des Tigerpartnerrufes, so daß es sich beim Leoparden sicher auch um den Partnerruf handelt. Ein leiseres Mauzen findet sich beim Leoparden bei Jungenaufzucht und Partnerverkehr ebenfalls, gleicherweise beim Löwen in verschiedener Abwandlung. Klanglich einen dem Partnerruf des Tigers entfernter ähnelnden, leisen bis halblauten klagenden Laut hörte ich von einer Junge führenden Löwin. Ein direkter Anlaß für diese oft wiederholten Rufe — nicht in Serie, sondern einzeln mit längeren Zeitabständen — war bei jener Beobachtung jedoch nicht ersichtlich, zumal auch andere erwachsene Löwen beider Geschlechter im gleichen Käfig waren. Klanglich in Beziehung gebracht kann dieser etwa mit „ōū-ōū-ōe“ (zwischen o und u. Schluß zwischen ö und e) zu beschreibende Laut einerseits zu halblauten Brülltönen werden, andererseits zu lautem, stärker modifiziertem Mauzen, also in gleicher Weise wie der besprochene Partnerruf von Tiger und Jaguar.

Nur schien dieser Laut hier nicht die Funktion des Partnerrufes zu besitzen, sondern als Verständigungslaut zu den Jungen gebraucht zu werden. Diese Funktion geht eindeutig auch aus den Freilandbeobachtungen Guggisbergs hervor: „ein halblauter, klagender Ton ist der Ruf, mit dem die Löwin ihre Welpen heranlockt“. Einen ähnlichen, jedoch noch leiseren Laut hörte ich auch von einem Löwen bei der Paarungsaufforderung. Daß dieser Laut, den sie als leise klagend bezeichnet, aber auch als Partnerruf beim Löwen dient, geht aus verschiedenen Beobachtungen Adams (1960) an ihrer vertrauten Löwin klar hervor.

Der Partnerruf in seinen artlich verschiedenen Abwandlungen, der, wie ausgeführt, als aus dem im Nahverkehr mit Artgenossen gebrauchten leiseren, in verschiedenen Abwandlungen vorkommenden Mauzen hervorgegangen anzusehen ist, sei es gegenüber den Jungen oder dem Geschlechtspartner, dient demnach bei den besprochenen Arten in jedem Fall in leiser, halblauter, lauter oder sehr lauter Ausführung zum Herbeirufen von Artgenossen über mehr oder weniger große Distanz, d. h., als Partnerruf im weitesten Sinn, beim Tiger dabei in der ursprünglichen Bedeutung des Partnerufes für den Sexualpartner, beim Jaguar desgleichen, daneben aber auch als Jungenruf, ähnlich wohl beim Leoparden, und beim Löwen sicher sowohl

als Ruf der Löwin für ihre Jungen als auch als Partnerruf, vielleicht mit geringer Abwandlung je nach Funktionsbereich, dabei meist in nur leiser bis halblauter Ausführung.

Die Funktion eines Partnerrufes beim Leopard wird hauptsächlich aber nicht von diesem Laut erfüllt, sondern von dem oben beschriebenen Sägen. In gleicher Funktion wird, wie ausgeführt, das Sägen auch vom Jaguar verwendet, und zwar häufiger von den ♂♂, während bei den ♀♀ dagegen mehr der dem Tigerruf homologe Laut, der eigentliche Partnerruf, zur Anwendung zu kommen scheint, wie oben gezeigt.

Daß die Evolution des Sägens im Funktionszusammenhang mit dem Partnerruf bereits beim Tiger angedeutet scheint, dafür könnte die wiederholt angeführte Mitteilung im Brehm einen Hinweis liefern, nach welcher der in Serie mehrmals wiederholte Partnerruf „durch ein drei- bis viermaliges Hervorstößen des letzten Teiles beendet wird“, d. h., wohl durch ein Nachstoßen in Art des Sägens, so daß wir von hier aus die Entstehung des Sägens verstehen müßten.

Dafür spricht auch eine Beobachtung, die ich an dem oben schon einmal erwähnten Jaguar-♀ des Tierparks Arnhem machen konnte. Bei diesem Tier hatte das Sägen meist einen eigentümlich heiseren Klang, einzelne Töne dabei wie stöhnend, zu Beginn oft mehr rufend als „sägend“. Einige Male wurde zuerst ein dem Partnerruf entsprechender Laut hervorgestoßen, dann dieser Partnerruf in den nächsten drei Rufen immer mehr verkürzt, bis zum Sägeton, der in den weiteren Rufen allein anschloß.<sup>17)</sup> Der Sägeton ging dabei eindeutig aus einer fortschreitenden Verkürzung des Partnerrufes hervor, das gleiche also, was nach Baikoff, Blandford und Brehm auch beim Tiger am Ende einer Partnerruffreihe vorkommen soll.

Für die Deutung der Evolution des Sägens aus dem wiederholten, verkürzten Partnerruf spricht gleicherweise, daß beide Lautgebungsformen ursprünglich im gleichen Funktionskreis stehen, nämlich dem Rufen nach einem (Geschlechts-)Partner.

Auch der Irbis besitzt den Partnerruf, der bei ihm ebenfalls aus dem Mauzen durch Steigerung der Lautstärke hervorgeht. Klanglich steht er „zwischen dem Partnerruf des Tigers und dem Ruf des Pumas, etwa wie „oäääääü“ bis „ääääö“ (zwischen a und dunklem, tiefen ä). Er schwillt zu Beginn rasch zur vollen Lautstärke an, am Schluß wieder etwas langsamer ab. Wie bei Tiger und Puma kann er auch in der Mitte etwas abschwellen und dann wieder neu laut aufgenommen werden. Der Irbisruf ist, wie normalerweise auch der Partnerruf der anderen Arten, halblaut bis laut und oft sehr lang gedehnt.

Das Prusten: Dieser eigenartige Laut war bisher nur vom Tiger bekannt (vor Leyhausen bereits von Hesse [1926] beschrieben) und ist

<sup>17)</sup> Dazu ist auch die Feststellung Tembrocks (1962) bemerkenswert: „Beginnt *Panthera onca* seine Rufreihe mit einem Mauzlaut (dies geschieht mitunter), dann hört man, daß dieser in eine Silbe übergeht, die wie beim Tigerruf den Charakter des Nachstoßens aufweist.“

als leises, kurzes, tonlos meckerndes Prusten bzw. Schnauben zu beschreiben, das jedoch nicht aus der Nase kommt, sondern ein Kehllaut ist (Leyhausen, 1950). Er wird normalerweise bei der Begegnung zweier Tiger ausgestoßen, ein oder mehrere Male, und ist dabei als Zeichen freundlicher Gesinnung anzusehen. In gewisser Weise scheint allerdings manchmal auch fast ein Zwang für seine Anwendung zu bestehen. Nach verschiedenen eigenen Beobachtungen hemmt er in manchen Situationen möglicherweise auch einen spielerischen Angriff geringer Intensität.

Tiger antworten meist auf eine Nachahmung dieses Lautes durch den an das Gitter tretenden Menschen. Allerdings scheint dazu, wie auch von Tiger zu Tiger, eine gewisse Annäherungsmindestdistanz notwendig zu sein, d. h. erst nach Unterschreitung einer gewissen Entfernung, die je nach Stimmung des Individuums und nach diesem selbst variieren kann, meist weniger als zwei Meter beträgt, antwortet der Tiger. Auf größere Entfernungen, bis zu drei Metern, konnte ich nur äußerst selten eine Antwort erhalten.

Ist der Tiger besser mit dem Beobachter vertraut, kann er das Prusten mehrmals hintereinander wiederholen, wobei der Tiger oft ohne Prusten des Beobachters bei Annäherung an diesen mit dem Prusten beginnt. Vom Menschen aufgezogene Jungtiger (Beobachtung an drei Monate alten Tigern im Zoo Amsterdam) lassen unaufhörlich dieses Prusten hören, wenn man zu ihnen ins Gehege eintritt; auch wenn es dicht hintereinander erfolgt, geben sie meist sofort Antwort auf das Prusten des Beobachters.

In einem Fall konnte ich das Prusten auch bei einem Tiger auslösen, der nach der Fütterung ein Stück Fleisch im Maul trug, und dabei, ohne es abzulegen, antwortet. Der Ton wurde dadurch sehr stark verändert und bekam einen recht harten Klang. Dieser Laut kann demnach auch bei halb geöffnetem Maul ohne Beteiligung der hier sicherlich gebundenen Zunge erzeugt werden. Normalerweise ist jedoch beim Prusten nur eine ganz leichte Maulöffnung zu beobachten, wobei die Oberlippe kurz etwas hoch gezogen wird.

Das Prusten kann zu dieser Funktion im Nahverkehr zweier oder mehrerer Artgenossen noch eine weitere Funktion im Fernverkehr erhalten. So war es bei der oben beschriebenen Tigerin des Frankfurter Zoos während der Zeit laufend wiederholter Partnerrufe ein Bestandteil dieses Rufverhaltens, indem meist vor jedem Partnerruf geprustet wurde, sodann oft nach dem Ruf, wie auch in den Pausen zwischen diesen Rufen oft mehrmals hintereinander, in größeren, unregelmäßigen Abständen.

Dabei verändert sich der normale Klang des Prustens, da es nun nicht, wie sonst, leise, sondern als Fernruf relativ sehr laut ausgestoßen wurde. Das Meckernde im Ton verschwand so fast ganz, bzw. war kaum wahrzunehmen, der Laut war schärfer schnaubend und nicht mehr so tonlos wie normalerweise. Eine Antwort auf ein Prusten durch den Beobachter wurde in diesen Phasen ebenfalls stets in der lautereren Form gegeben. Dabei konnte ich manchmal in Zeiten, wo nur das Prusten oftmals hintereinander laut ausgestoßen wurde, ohne zwischengeschalteten Partnerruf, durch Herantreten an den Käfig und „Ansprechen“ der Tigerin in Form

dieses Lautes mit den Antworten auch den Partnerruf auslösen, meist in leiserer Form.

Diese mögliche Verbindung mit dem Partnerruf bestätigt wiederum die Bedeutung, die dem Prusten im Sozialverhalten des Tigers zukommt. Da es demnach jedoch nicht nur bei einer Begegnung zweier Tiere, d. h. zur „Begrüßung“ gebraucht wird, erachte ich es für besser, Leyhausens Terminus „Begrüßungsprusten“ durch die neutrale Bezeichnung „Prusten“ zu ersetzen, wie es hier geschieht.

Nicht allein der Tiger hat jedoch diesen Laut in seinem Stimmrepertoire, er kommt auch dem Jaguar zu, mit gleichem Klang, nur meist etwas leiser. Bei diesem wird das Prusten aber anscheinend nicht wie beim Tiger bei den Begegnungen zweier Tiere als gewöhnliche Ausdrucksform gebraucht, sondern nur höchst selten, und zwar mehr im Zusammenhang mit dem Partnerruf, wie beim Tiger im oben beschriebenen Fall auch, sowie ohne vor- oder nachheriges Mauzen im Funktionskreis der Jungenaufzucht, im Verkehr (Spiel) mit den Jungen. Ich konnte das Prusten auch einige Male von einem Jaguar-♂ in Amsterdam gegen die Käfigtrenntür zu hören, hinter der das ♀ abgetrennt war.

Eine Antwort auf ein Prusten des Beobachters erfolgt, im Gegensatz zum Tiger, normalerweise nicht. Nur in einem Fall gelang es mir, im Tierpark München-Hellabrunn von einer Junge führenden Jaguarin in einer Phase des Partnerrufens eine Antwort zu erhalten, wobei dann an das leise Prusten sogleich ein mauzender Partnerruf anschloß.

Desgleichen ist das Prusten auch dem Leoparden zuzuschreiben, ist bei diesem allerdings außerordentlich selten, noch weit seltener als beim Jaguar zu hören. Da ich es mit Sicherheit beim Leoparden nur wenige Male hörte und auch nie eine sichere Antwort auf eigenes Prusten hin auslösen konnte, kann ich aber noch keinen Schluß zur Funktion ziehen, in der es angewandt wird. Möglicherweise spielt es bei der Werbung vor der Begattung manchmal eine Rolle.

Dagegen schreibt Brehm (1883) von einem zahmen Leoparden, daß dieser stets „durch ein absonderliches Schnauben auf den Anruf antwortete“. Wir gehen sicher nicht fehl, wenn wir in diesem nicht näher beschriebenen Schnauben das Prusten sehen, das demnach von diesem Tier dem vertrauten Pfleger gegenüber in gleicher Funktion wie beim Tiger angewandt wurde. Die Bombay Nat. Hist. Society schreibt (1935) vom Leoparden: „A soft purring ‚gr — gr‘, at times hardly perceptible is occasionally emitted in the vicinity of a ‚kill““. Da in dieser Arbeit auch das Prusten des Tigers mit ‚purring‘ beschrieben wird, bezieht sich diese Stelle wohl auf den entsprechenden Laut des Leoparden.

Vom Löwen kenne ich einen vergleichbaren Laut nicht; bei ihm übernimmt das in vielfachen Abwandlungen gebrauchte Gurren die Rolle eines Gesellschaftslautes, daneben in verschiedenen Fällen auch ein leises Mauzen zur Begrüßung vertrauter Artgenossen. Allerdings berichtet Adamson (1961) von einer Beobachtung, die auf eine Anwendung dieses Prustens auch beim Löwen hindeutet: Die der Verfasserin vertraute



Löwin fraß mit ihren Jungen beim Lagerplatz der Adamsons, als sie plötzlich den sich in nächster Nähe aufhaltenden Löwen witterte, der seit Monaten ihr Partner war. „Sie wurde nervös, schnaubte mehrmals in Richtung des Waldes, unterbrach ihre Mahlzeit und brachte die Jungen eilig fort“. In einer Löwenerzählung beschreibt Stanek als Begrüßungslaut zweimal ein „fff—fff“. Danach ist das Prusten auch beim Löwen nicht zu verneinen, wenn es auch noch der Bestätigung bedarf.

Nach der Häufigkeit der Anwendung nehmen demnach Löwe und Tiger die am weitesten getrennten Stellungen ein, während Jaguar und Leopard, die diesen Laut ebenfalls in ihrem Stimmenrepertoire haben, aber nur selten anwenden, eine Mittelposition zukommt. Der Jaguar entspricht dabei noch am meisten dem Tiger, da bei ihm das Prusten relativ noch etwas häufiger als beim Leoparden angewandt wird und in gleicher Verbindung mit dem Partnerruf wie beim Tiger vorkommen kann.

Der Irbis besitzt ebenfalls dieses Prusten; es ist jedoch viel seltener als beim Tiger zu hören und auch schwieriger als bei diesem Antwort auszulösen. Wenn dies allerdings einmal gelungen und der Kontakt zu dem Tier vom Beobachter hergestellt ist, kann es auch häufiger hintereinander als Antwort erzielt werden, wie ich im Zoo Amsterdam feststellen konnte. Der Klang des Irbisprustens ist sehr ähnlich dem des Tigers, vielleicht etwas heller und leiser.

Da auch der Nebelparder als den *Pantherinae* nächst verwandter Feline das Prusten anwendet, können wir feststellen, daß dieser Laut für die Pantherkatzen als ursprünglich typisch anzusehen ist, im Laufe der Evolution, nach Abtrennung des Tigerzweiges, aber schrittweise an Bedeutung im Ausdrucksverhalten verlor.

Der Sambarruf des Tigers: Besonders aus Indien wurde wiederholt der „Sambarruf“ des Tigers berichtet und viel diskutiert (Beadon, 1926; Burton, R. G., 1933; Morris, 1928; Phytian-Adams, 1942; Thom, 1934 u. a.). Beadon (1926) umschreibt diesen eigenartigen Ruf folgendermaßen: „something between ‚moop‘ and ‚meep‘ (the initial consonant is probably really entirely absent), and if one tries to pronounce ‚moop‘ with the lips pursed as for whistling, one gets, to my ear, a very fair imitation of the sound as I hear it.“

Dieser Ruf soll dem Ruf des Sambars (*Cervus [Rusa] unicolor*) sehr ähnlich klingen und es wurde früher angenommen, daß er eine direkte Nachahmung jenes Rufes darstelle, zur Überlistung und Täuschung bei der Jagd auf einen Sambar. Jene Meinung ist jedoch unwahrscheinlich. Nur in einem einzigen Fall (Phytian-Adams, 1942) der vielen beschriebenen antwortete ein Sambar dem Tiger, und umgekehrt; und gerade diese rein akustische Beobachtung ist nicht durch nachträgliche Spurenanalyse gesichert.

Burton, R. G. (1933) beschreibt den Ruf des Sambars als „higher in pitch, more musical, shorter, and finishing clear“, den ähnlichen Tigerruf als „lower, more ‚chesty‘, and not clear cut“. Beide Rufe sollen vom geübten Jäger einigermaßen gut zu unterscheiden sein.

Bei welchen Gelegenheiten der Sambarruf tatsächlich vom Tiger angewandt wird, ist letztlich noch nicht gesichert. Die viel vertretene Meinung, es handele sich um einen Partnerruf, wird ebenfalls angezweifelt, da er stets nur von einzelnen Tigern gehört worden sein soll, ohne daß eine Antwort durch einen zweiten Tiger erfolgt oder ein solcher aufgetaucht wäre. Wahrscheinlicher erscheint die Auffassung, es handele sich um einen Ausdruck der Überraschung oder des Verdachtes auf Gefahr bei plötzlicher Beunruhigung oder Alarmierung des Tieres (z. B. Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Hall, 1936; Thom, 1934).

Interessant erscheint in dieser Hinsicht die Angabe, daß der ostsibirische Tiger ebenfalls einen derartigen Ruf besitze, mit dem er den dortigen Rothirsch (*Cervus elaphus xanthopygus*) täusche, da anzunehmen ist, daß der Ruf eines Rothirsches vom Sambarruf deutlich verschieden ist. Loukashkin (1938) schreibt darüber: „In hunting the wapiti during the autumn, the tiger imitates the stag's call. However, it continues to roar long after the wapiti's rutting season is over by which fact it betrays itself“. Arsenjev (1951) beschreibt eine derartige Begebenheit, die er akustisch verfolgen konnte. Der Hirsch antwortete dabei dem Ruf des Tigers. „Sofort gab der Tiger Antwort. Er ahmte das Röhren recht gut nach, nur am Schluß endete es mit einem kurzen Schnurren“. Auch Baikoff (zit. nach Ogniev) machte eine derartige Beobachtung.

Da ich aus Zoobeobachtungen den vergleichbaren Ruf des Sambars und des sibirischen Wapitis nicht kenne, ist mir keine direkte Stellungnahme zur Bedeutung und Homologie dieses Lautes möglich. Die Meinung Leyhausens (1956b), es handele sich bei diesem Ruf lediglich um das Prusten, ist ebenfalls zu berücksichtigen. Es würde sich dann um die von mir oben beschriebene laute Form des Prustens als Fernruf handeln; mit dieser Annahme könnten die verschiedenen Deutungen des Sambarrufes erklärt werden. Daß Sambar und Tiger sich antworten können, wäre dann jedoch gerade umgekehrt nicht auf einen „Sambarruf“ des Tigers, sondern besser gesagt auf einen „Tigerruf“ des Sambars zurückzuführen, da ja der Tiger auf das Prusten auch in nicht ganz treffender Ausführung antwortet. Die Deutung als Partnerruf wurde bei der Besprechung der lauten Form des Prustens aufgezeigt. Unklar bliebe mit dieser Deutung aber die Funktion als „Überraschungslaut“, auf die die meisten Beobachtungen hinweisen.<sup>18)</sup>

Die Bombay Nat. Hist. Soc. (1935) allerdings unterscheidet das Prusten von dem Sambarruf bei der Besprechung der Lautäußerungen des Tigers, ohne auf eventuelle Ähnlichkeit hinzuweisen. Der Sambarruf wird auch dort als Ausdruck der Überraschung, des Verdachtes auf Gefahr oder der Alarmierung angesehen. Als Ausdruck der Überraschung wird auch ein „whoof“ beschrieben, das der Leopard ebenfalls besitzen soll (auch bei Blanford 1888—91). Carlisle (1929) erwähnt einen solchen Laut vom

<sup>18)</sup> Neuerdings widmet Perry (1965) diesem Laut ein ganzes Kapitel seines Tigerbuches, in dem er alles darüber Bekannte zusammenträgt, ohne allerdings zu einem besseren Ergebnis zu kommen.

Löwen. O g n e v beschreibt diesen Laut als „khaubu“ oder „vau“. B u r t o n, R. W. (1955) und M o r r i s (1953) beschreiben noch einen Laut, der wie eine Lokomotive, die plötzlich Dampf abläßt, klingt.<sup>19)</sup>

A n d e r e L a u t e: Außer den besprochenen Möglichkeiten der Stimmgebung besitzen die Pantherkatzen noch eine große Anzahl weiterer Laute, die jedoch meist ziemlich unspezifisch sind und keine klare Abtrennung von Art zu Art zulassen. Daher seien diese Laute hier zusammen behandelt bzw. nur kurz gestreift.

Ein besonders umfangreiches Stimmrepertoire besitzt der Löwe als gesellig lebende Art. Zur Verständigung zwischen den Sozialpartnern dienen verschiedene Grunzlaute, daneben leise Mauzlaute im Nahverkehr der Rudelangehörigen oder dem Sexualpartner gegenüber, ferner brummende Laute bei Störung (G u g g i s b e r g, 1960).

Diese Laute sind jedoch nicht für den Löwen allein spezifisch; auch bei den anderen Arten kommen sie wenigstens zum Teil in verschiedener Ausprägung und wechselnder Häufigkeit vor. Das Mauzen wurde bereits bei der Behandlung des Partnerrufs erwähnt; für die Störungslaute ist auf den letzten Abschnitt des Teiles „Sambarruf“ hinzuweisen. Nur die Funktion des Grunzens als ausgeprägter Gesellschaftslaut dürfte dem Löwen allein zukommen. Vom Löwen sind auch verschiedene Brummlaute im Rahmen der Jungenaufzucht bekannt (A d a m s o n, 1961).

Ein Merkmal der Lautgebung, das als Charakteristikum für die *Pantherinae* im allgemeinen angesehen wurde, ist das Nichtvermögen des Schnurrens in der Art, wie es die *Felinae* können. Für die Hauskatze als typischen Vertreter dieser Gruppe stellte H u s s e l (1956) fest, daß das Schnurren von der Arbeit der Stimmlippen abhängig ist und „eine wesentliche Änderung des Spannungszustandes der Stimmlippen, z. B. bei Verletzung, diese Tiere außerstande setzt, zu schnurren.“ Als funktionelles Ebenbild des Kehlkopfes einer schnurrenden Hauskatze wird die Polster- oder Gegen-schlagpfeife angesehen (H u s s e l, l. c.). Dadurch sind die *Felinae* in der Lage, sowohl beim Ausatmen als auch beim Einatmen einen Ton während des Schnurrens hervorzubringen.

Dies ist den Pantherkatzen in der Mehrzahl der Arten nicht möglich; in der entsprechenden Situation des Wohlbefindens, z. B. hervorgerufen durch Kraulen an der Kehle und am Kopf wie bei einer Hauskatze, kann man von einem Leoparden wohl ebenfalls ein Schnurren erzielen, das jedoch nur beim Ausatmen hervorgebracht wird und so, da es auch recht tiefen und rauhen Klang besitzt, einem leisen Grollen nicht unähnlich ist. Normalerweise ist das Schnurren beim Leoparden von brünftigen Tieren bei der Paarungseinleitung zu vernehmen.

Ein Schnurren dieser Art besitzt außer dem Leoparden der Jaguar und auch der Löwe, wie aus Beobachtungen von A d a m s o n (1960) hervorgeht,

<sup>19)</sup> Ähnlich zitiert P e r r y nach einer Beobachtung von Y a n k o v s k y das Röhren eines wütenden Tigers „like a steam-boiler“.

wonach es besonders in der Brunftphase von der Löwin gebraucht wird. Goodwin (1953) schreibt zum Schnurren des Löwen: „A lion can make a throaty rumbling sound but it does not actually purr like a common house cat“. Ebenfalls nach Goodwin kann auch der Tiger schnurren, nach Art seiner Angabe anscheinend sogar felin; mir selbst ist das Tigerschnurren nicht bekannt.

Der Irbis schnurrt anhaltend, wie eine Kleinkatze, aber laut, wie ein Leopard (Sanderson, 1956; Steinbacher, 1955 und eigene Beobachtung). Da der Irbis auch nicht wie die *Panthera*-Arten brüllen kann, ist im Gegensatz zu der Meinung Pockocks (1916a) der Hyoidbau, in dem der Irbis mit den anderen Pantherkatzen übereinstimmt, als von der Lautgebung primär unabhängig anzusehen.

Eine wichtige Rolle im Lautverhalten der Pantherkatzen spielen auch die Kampfflaute. In diesem Komplex müssen wir unterscheiden zwischen Lauten, die beim Drohen, oder bei der Verteidigung, oder beim Angriff ausgestoßen werden. Im ersten Fall handelt es sich um Grollen und Knurren, das von allen Arten gebraucht wird, aber doch von Art zu Art etwas abgewandelt ist.

Beim Löwen reicht dabei die Skala der Möglichkeiten vom verhaltenen Knurren oder rollenden Grollen bis zum donnernden, anhaltenden, mit Brülllauten untermischten, röhrenden Grollen. Bei Fütterungserregung hörte ich bei gegenseitigem Anfeinden auch lautes, stoßweises Grollen, das im Rhythmus etwas an das Sägen erinnert und einen Atemlaut darstellt (in ähnlicher, leiserer Weise als stoßweises Keuchen auch z. T. nach der Begattung vom ♂). In die Gruppe dieser Grollaute gehört wohl auch „das brummende ‚Ruff‘, das er ausstößt, wenn er gestört wird“ (Guggisberg).

Ähnlich sind die entsprechenden Laute beim Leoparden. Das Knurren oder Grollen erfolgt in leiserer Form in gleicher Weise wie das Schnurren, dem es oft recht ähnlich klingt, jeweils beim Ausatmen in rhythmischer Folge als anhaltender rollender Laut. Gesteigert werden kann es aber auch wie beim Löwen bis zum röhrenden Grollen, wie es schon bei der Besprechung des Leopardbrüllens ausgeführt wurde. Entsprechend liegen die Verhältnisse beim Jaguar. Das laute Grollen klingt bei ihm tief und dumpf rollend ähnlich Motorengeräusch.

Beim Tiger ist das gleichmäßig rollende Grollen weniger zu hören, sonst aber Knurren und Grollen bis zum Röhren in ähnlicher Weise wie bei den anderen Arten. Das Grollen des Irbis ist wieder mehr rollend.

Bei der Verteidigung kommt als wichtigstes Element das Fauchen hinzu, das bei allen Arten ursprünglich in gleicher Weise vorhanden ist. Beim Löwen scheint es nur im Jugendstadium gebraucht zu werden; wie bereits Selous (1908) feststellte, fauchen adulte Löwen nicht, sondern grollen in der entsprechenden Situation. Dabei wird auch allein beim adulten Löwen bei der Wutgebärde (Schneider, 1932) die Oberlippe kaum hochgezo-

gen, d. h., die oberen Eckzähne nicht entblößt, wie z. B. beim Tiger.<sup>20)</sup> Eine besondere Form innerhalb der Droh- und Verteidigungslaute ist der als übersteigertes, kurz abgestoßenes Fauchen großer Lautstärke anzusehende Laut, das „Angriffshusten“, das sehr laut und scharf, einem harten, trockenen Husten zu vergleichen ist. Dieser Laut wird in der Regel ein oder mehrere Male beim direkten Angriff auf einen Gegner hervorgestoßen, oder in Überlagerung von Angriffs- und Abwehrverhalten, und in etwa gleicher Form von allen Arten gebraucht. Er ist dem „Spucken“ der kleineren Katzen als homolog anzusehen, das in den gleichen Situationen bei Überlagerung von Angriff und Abwehr angewandt wird.

Aus dem Vergleich dieser artlich spezialisierten Möglichkeiten der Stimmgebung ist, wie bereits zu Beginn gesagt, kaum ein Schluß auf Verwandtschaftsverhältnisse möglich, jedenfalls nicht in der Deutlichkeit wie bei den zuerst behandelten Lauten.

Das Ergebnis der Gesamtbehandlung des Lautverhaltens der Pantherkatzen soll in folgender Tabelle (Tabelle 3) übersichtlich zusammengestellt werden, unter Mitheranziehung des Nebelparders als den Pantherinen nächst verwandtem Felines zum Vergleich.

Tabelle 3: Verteilung der Lautformen bei den Pantherkatzen und dem Nebelparder zum Vergleich.

	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis	Nebelparder
Brüllen in Rufserie	++	+	+	+	—	—
Beantwortung des Brüllens durch Artgenossen	+	—	—	—	—	—
Nachstoßserien, unabhängig oder mit Brüllen	+	+	+	(±?)	—	—
Nachstoßserie an Brüllen anschließend	+	—	—	—	—	—
Nachstoßserie unabhängig als Sägen	—	+	+	—	—	—
Sägen oder Nachstoßen beim Ein- und Ausatmen	—	+(—)	(±)	—	—	—
Sägen oder Nachstoßen nur beim Ausatmen	+	(±)	+(—)	—	—	—
Klangfarbe des Brüllens	+	±	±	—	—	—
Deutliche Mitarbeit der Thorakalmuskulatur bei Lautäußerungen	+++	+++	++	—	—	—
Partnerruf	+	+	++	++	++	+
Klangfarbe des Partnerrufes	±	?	+	+	(±)	(±)
Prusten	+?	+	+	+++	++	++

<sup>20)</sup> Fotos eines Löwenrivalenkampfes, die Jeannin (1957, in: Edmond-Blanc, Villenave & Schmid, *Le grand livre de la faune africaine et de sa chasse*: 118—129) publizierte, zeigen allerdings bei einem der Kampfpartner hochgezogene Oberlippe und entblößte Eckzähne, so daß lediglich ein quantitativer Unterschied bestünde.

	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis	Nebelparder
Schnurren beim Ein und Ausatmen	—	—	—	(+)?	+	+
Schnurren nur beim Ausatmen	+	+	+	(—)?	—	—

An Hand dieser Tabelle zeigt sich, daß der Irbis von den Arten der Gattung *Panthera* klar getrennt ist und in seinem Lautverhalten ganz dem Nebelparder entspricht. Von *Panthera* kommt mit der größten Zahl (8) übereinstimmender und 4 weiteren, diesem sehr nahe kommenden Merkmalen der Tiger dem Irbis am nächsten, gegenüber nur 3 übereinstimmenden und 2 ähnelnden Merkmalen von Leopard/Jaguar und Irbis. Leopard und Jaguar erscheinen untereinander engst verwandt; bei ihnen stimmen 10 Merkmale überein und 4 ähneln sich stark (quantitative Unterschiede); wirklich divergierende Merkmale kommen bei diesen beiden Arten nicht vor. Dem Leoparden steht wiederum der Löwe nahe, mit 6 sich entsprechenden und 5 einander ähnlichen Merkmalen.

Vom Irbis über Tiger, Jaguar und Leopard zum Löwen zeigt sich eine fast durchgehend lineare Veränderung der Lautgebung, von dem unabhängigen Sägen von Leopard und Jaguar abgesehen, dessen Fehlen beim Löwen als sekundärer Verlust aufgefaßt werden kann. Alle anderen Unterschiede, die diese lineare Reihe stören, sind lediglich quantitativer Art und als Sonderentwicklungen der einzelnen Arten (Zunahme oder Abnahme der Häufigkeit der betreffenden Stimmäußerung) anzusehen.

Diese Reihe vom Irbis zum Löwen kann somit als Entwicklungsreihe betrachtet werden. Eine Darstellung der wahrscheinlichen phylogenetischen Zusammenhänge der Hauptkomponenten der Lautgebung, nämlich Mauzen, Partnerruf, Sägen und Brüllen, wie sie aus dieser Tabelle und besonders aus den Evolutionsüberlegungen bei der Besprechung dieser Lautäußerungen hervorgeht, zeigt Taf. XVI, Fig. 55. Im Anschluß an dieses Kapitel sei nochmals eine kurze vergleichende Übersicht über die Lautäußerungen der Pantherkatzen gegeben (Tabelle 4, siehe Seite 80 u. 81).

### Ergebnis:

Nach der Untersuchung der Lautgebung lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Pantherinae* klar erkennen. Diese zerfallen in drei Gruppen, von denen die erste vom Irbis allein repräsentiert wird, der in seinem Stimmverhalten dem Nebelparder als Feline noch ziemlich ähnlich ist. Die Hauptgruppe wird von Löwe, Leopard und Jaguar gebildet, die enger zusammengehörig erscheinen. Die dritte Gruppe mit wiederum nur einer Art, dem Tiger, vermittelt zwischen dem Irbis und der Hauptgruppe. In letzterer schließen sich Leopard und Jaguar am engsten zusammen, während der Löwe auf der Seite des Leoparden durch Sonderentwicklungen wieder etwas mehr abseits steht. Den direkten Anschluß von dieser Dreiergruppe an den Tiger bildet der Jaguar.

## b) Das Flehmen

Die „Flehmen“ genannte Rümpfbewegung, die auch bei den Pantherkatzen auftritt, wird von S c h n e i d e r (1932) ausführlich abgehandelt und z. T. mit Fotos belegt. Wir können uns daher in der Hauptsache auf eine kurze Darstellung seiner Ergebnisse beschränken.

Bei der Gebärde des Flehmens wird normalerweise der Kopf etwas schräg aufwärts angehoben, das Maul halb geöffnet, die Mundwinkel zurückgezogen und die Lippen vom Zahnfleisch abgezogen, so daß die Zähne entblößt werden. Die Tiere flehmen im allgemeinen „nach befremdlichen Geruchs- bzw. Geschmacksempfindungen, denen auf Grund einer dem Tier dafür innewohnenden Abneigung etwas Abstoßendes anzuhaften scheint“, sowie im Geschlechtsverkehr auf vom Partner (meist vom ♀) ausgehende Geruchsreize hin.

Die Häufigkeit des Flehmens scheint bei allen Arten im Grunde etwa gleich zu sein. Die Angabe L e y h a u s e n s (1950), daß der Tiger wie der Löwe weit häufiger flehme als Leopard und Jaguar, kann ich aus meinen eigenen Beobachtungen nicht bestätigen. Ich sah Jaguare fast ebenso oft flehmen wie Tiger, jedenfalls durchaus nicht sehr selten. Die Beobachtung unterschiedlicher Häufigkeit scheint mir wenigstens zum Teil darin zu liegen, daß Pantherkatzen, die zu mehreren im Käfig gehalten werden, wie Löwen meistens, und Tiger auch häufiger als Leoparden oder Jaguare, durch den ständigen Kontakt mit den Ausscheidungen der anderen Tiere allgemein weit häufiger flehmen als solche, die nur zu zweien oder allein gehalten werden.

Deutliche Unterschiede zwischen den Arten bestehen, wie schon S c h n e i d e r (1932) und L e y h a u s e n (1950) feststellen, in der Art der Ausführung der Flehmgebärde. Beim Löwen bleibt die Zunge dabei meist ganz im Maul zurück (Taf. XVII, Fig. 56—58) und nur in seltenen Ausnahmefällen kann sie ein kleines Stück heraushängen. Beim Tiger dagegen hängt die Zunge gewöhnlich zwischen den unteren Eckzähnen herab. Bei sehr schwacher Intensität steht dabei die Zunge jedoch gerade nur zwischen den Eckzähnen über die Schneidezähne, ohne eigentlich zu hängen. Leopard (Taf. XVII, Fig. 59) und Jaguar flehmen ganz löwenartig, mit der Zunge hinter den Vorderzähnen zurück, letzterer nach eigenen Beobachtungen aber in seltenen Fällen auch tigerartig (Taf. XVII, Fig. 60). Der Irbis flehmt nach meinen Feststellungen genau wie der Tiger (Taf. XVII, Fig. 61 und 62), in schwacher Intensität mit gerade etwas hervorstehender, in starker Intensität mit weit hängender Zunge.

Puma und Jaguarundi als Vertreter der *Felinae* flehmen nach S c h n e i d e r tigerartig, ähnlich auch der Nebelparder, bei dem allerdings die Zunge meist nur mehr vorsteht als richtig hängt. Bei einem Puma sah ich aber auch einmal löwenartiges Flehmen, d. h., die Zunge stand nicht ersichtlich aus dem Mund heraus.

Nach L i n d e m a n n & R i e c k (1953) flehmen Haus- und Wildkatze

Tabelle 4: Vergleichende Übersicht über die Lautäußerungen der Pantherkatzen.

Art der Lautäußerungen	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis
Brüllen	Rufserie verschiedener Längs, meist mit Nachstoßserie. Sehr laut. Bedeutung hauptsächlich im sozialen Bereich. „ouuóchch — ouuóchch — ouuóchch — ouuóchch — ouóchch — ouóchch — chh — chu — chu — chu — chu — chu — ch“	Kurze Rufreihe, leiser als beim Löwen, sehr ähnlich der des Jaguars. Sehr selten angewandt. Bedeutung?	Kurze Rufreihe, weit leiser als beim Löwen. Sehr selten angewandt. Bedeutung?	Einzelrufe oder Rufreihe mit unregelmäßigen Abständen der Einzelrufe. Sehr laut. Bedeutung? Einzelrufe: „aaaóung“ bis „ooooung“ und „aaouúch“	— — — — —
Sägen	Als Nachstoßserie am Brüllen, dort dargestellt.	Beim Ein- und Ausatmen oder nur beim Ausatmen, letzteres seltener. Bedeutung wohl hauptsächlich als Ruf nach einem Partner in der Brunftzeit. „(aóch) — chu — (cho) — chu — ch — ch“	Meist nur beim Ausatmen. Bedeutung wie beim Leoparden. Halbblauter Rufton am Anfang kann wie beim Leoparden fehlen. „cho — cho — cho — cho — cho — cho — cho — ch — ch — ch“	Nachstoßrufe wahrscheinlich nach Partnerrufserie möglich.	— — — — —
Partnerruf	Leiser bis halblauter, klagend klingender Ruf, etwa wie „ououóé“.	Ähnlich wie beim Löwen oder Jaguar?	Halblauter bis lauter, klagend klingender Ruf, kürzer und etwas heller als beim Tiger. „aao“	Halblauter bis sehr lauter, gedehnter, klagend klingender Ruf „aaaaw“ bis „aaaao“.	Halblauter, klagend klingender Ruf, heller als beim Tiger, „oääääau“ bis „aaaao“.
Mauzen	In verschiedenen Formen bei der Jungenaufzucht und im Partnerverkehr. Als Ruf für die Jungen dem Partner- ruf ziemlich entsprechend.	In verschiedenen Formen in den gleichen Funktionskreisen wie beim Löwen.	In verschiedenen Formen in den gleichen Funktionskreisen wie beim Löwen, ähnlich dem Partner- ruf, leiser, als Jungenruf.	In verschiedenen Formen in den gleichen Funktionskreisen wie bei Löwe, Leopard und Jaguar.	Wie bei den anderen Arten.
Prusten	?Unsicher; jedenfalls, wenn vorhanden, höchst selten angewandt. Bedeutung unklar.	Äußerst selten angewandt, Bedeutung noch nicht im ganzen Umfang klar, z. T. wohl wie beim Tiger.	Sehr selten angewandt, meist etwas leiser als beim Tiger. Gesamtbedeutung noch unklar.	Leises, kurzes, tonlos meckerndes Prusten oder Schnauben; meist bei Begrenzung zweier Tiger. In etwas heller. Anwendung größerer Lautstärke auch zusammen mit dem Partner- ruf.	Seltener angewandt als beim Tiger, sonst diesem ziemlich entsprechend.



Sambarruf	-----	-----	-----	In seiner Zuordnung noch unsicherer Ruf, ähnlich dem Ruf des Sambars. Vielleicht Sonderform des Prustens.	-----
Grunzen	In verschiedenen Abwandlungen, meist als Gesellschaftslaut.	?	?	-----	-----
Brummen	Hauptsächlich bei der Verständigung mit den Jungen angewandt.	?	?	-----	-----
Störungslaut	Brummendes „Ruff“.	Ähnlich wie beim Tiger	?	Als „wuf“ beschrieben.	?
Grollen	Leises Knurren bis lautes rollendes Grollen, mit röhrenden Brülltönen untermischt; Grollen oft stoßweise im Atemrhythmus.	Ähnlich wie beim Löwen, meist mehr anhaltend, weniger stoßweise; in leiser Form gewisse Ähnlichkeit mit dem Schnurren	Ähnlich wie bei Löwe und Leopard; anhaltendes rollendes, lautes Grollen wie Motorengeräusch.	Wie bei den anderen Arten, vom leisen Knurren bis zum röhrenden Grollen.	Wie bei den anderen Arten, rollend.
Fauchen	Fauchen in der Abwehr und damit verbundene Ausdrucksbewegung gewöhnlich nur bei Jungtieren. Bei adulten Löwen in entsprechender Situation Grollen.	Fauchen mit der entsprechenden Mimik vorhanden.	Wie beim Leoparden.	Fauchen mit der entsprechenden Mimik (Wutgebärde) vorhanden, wie bei Leopard und Jaguar.	Wie beim Tiger.
Angriffshusten	Beim Angriff Laut ähnlich lautem, rauhem trockenem Husten.	Wie beim Löwen	Wie bei Löwe und Leopard.	Wie bei den anderen Arten.	Wie bei den anderen Arten.
Schnurren	Expiratorisch; beim ♀ in der Brunftphase.	Exspiratorisch; als Laut des Wohlbehagens und in der Brunftphase.	Wie beim Leoparden.	Unklar, möglicherweise sowohl inspiratorisch wie exspiratorisch.	Inspiratorisch und exspiratorisch, als Laut des Wohlbehagens.

unterschiedlich, wobei z. T. die Zunge im Mund bleibt, aber auch etwas zwischen den Eckzähnen heraushängen kann. Der Luchs flehmt nach L i n d e m a n n (1955) wie die Wildkatze mit vorgestreckter Zunge. Das Flehmen mit hervorstehender oder hängender Zunge erscheint, da es in verschieden starkem Maße alle der untersuchten Felines besitzen, als das für die Pantherinen ursprünglichere, das Verhalten von Löwe, Leopard und Jaguar davon abgeleitet.

## Ergebnis:

Im Flehmen zeigt sich in der Art der Ausführung ein Unterschied zwischen den Arten, wobei sich Löwe, Leopard und Jaguar entsprechen, der Tiger aber davon deutlich abweicht. Gleich wie der Tiger flehmt der Irbis. Die Flehmform dieser beiden Arten erscheint als die ursprünglichere.

### c) Markierungsharnen

Wie Fiedler (1957) bereits feststellt, geben bei den meisten Großkatzen wenigstens die ♂♂ auf zweierlei Weise Harn ab. „Entweder kauern sie sich nieder und harnen auf den Boden (wobei auch bei hartem Boden Scharrbewegungen vorangehen) (Taf. XVIII, Fig. 63), oder aber sie spritzen stehend Harn in kurzen Stößen aus, z. B. an die Wand ihres Geheges bzw. Käfigs, an einen Kletterbaum oder dergl.“ (Taf. XVIII, Fig. 64). Bei diesem Harnen wird der Schwanz steil hochgehoben, mit den Hinterpfoten erfolgen ebenfalls meist einige Scharrbewegungen. Wie Fiedler zeigt, ist diese Form als Markierungsharnen aufzufassen.

Er sieht dabei zwischen Löwe und Tiger einen Unterschied, da seiner Meinung nach beim Löwen nur die ♂♂, bei Tiger aber sowohl ♂♂ als auch ♀♀ dieses Markierungsharnen zeigen. Wie die Beobachtungen von A d a m s o n (1960) an ihrer Löwin jedoch beweisen, ist das Markierungsharnen auch bei einer Löwin gar nicht so selten und tritt besonders regelmäßig in der Brunftzeit auf. Es liegt also gegenüber dem Tiger hier kein systematisch verwertbarer Unterschied vor. Gleicherweise findet sich das Markierungsharnen bei Leopard und Jaguar.

Beim Irbis konnte ich es direkt nicht nachweisen, folgende Beobachtung spricht aber dafür, daß es auch von ihm manchmal angewandt werden kann: Ein Irbis-♂ im Zoo Rotterdam streckte zur Beobachtungszeit manchmal den Schwanz in Haltung des Spritzharnens hoch, dabei meist leichtes, krampfhaftes Schwanzzittern, aber kein Harnstrahl. Einmal dabei auch sehr wenige, schwache Scharrbewegungen mit den Hinterpfoten. Das Tier war zu dieser Zeit offensichtlich im Verdauungs- und Exkretionssystem krank, da es in der Beobachtungszeit zweimal etwas erbrach; es versuchte überhäufig mit sehr starkem Hinterpfotenscharren in normaler Stellung zu koten oder zu harnen, meist mit aber nur geringem oder ohne Erfolg. Das

Ausbleiben eines Harnstrahls bei der Spritzharnstellung kann also eventuell ebenfalls darauf zurückgeführt werden.

Bei anderen Feliden ist die Entwicklung des Markierungsharnens unterschiedlich. Vom Puma z. B. ist sowohl Fiedler wie mir selbst kein Fall von Spritzharnen bekannt. Andere Felinen haben es jedoch entwickelt. Zu einer systematischen Verwertung scheint es auch bei den *Felinae* unbrauchbar zu sein.

## Ergebnis:

Entgegen der Auffassung Fiedlers (1957) besteht im Markierungsharnen zwischen Löwe und Tiger kein qualitativer Unterschied. Diese Verhaltensweise ist damit für die *Pantherinae* systematisch nicht verwertbar, gleichfalls wohl auch nicht für die *Felinae*.

### d) Geselligkeit

Im allgemeinen sind die großen Katzen als Einzelgänger bekannt. Eine deutliche Ausnahme von dieser Lebensweise ist nur beim Löwen zu finden, der ein ausgeprägtes, geselliges Verhalten zeigt. Die Stärke der Löwenverbände weist dabei landschaftlich große Verschiedenheit auf. Während in Nordafrika bis zum Sudan sich normalerweise nicht mehr als zwei oder drei Löwen zusammengeschlossen haben sollen, kommen in Ost- und Südafrika stärkere Rudel vor, die sich zuweilen aus bis zu 40 Exemplaren zusammensetzen. In Indien sind die Rudel wieder kleiner. Ganz allgemein werden im offenen Steppengelände größere Verbände angetroffen als im dichten Busch (Guggisberg, 1960).

Für die Zusammensetzung dieser Rudel seien hier die Erfahrungen von Guggisberg zitiert: „Oft schließen sich mehrere Löwinnen mit ihren Jungen einander an, und zuweilen stoßen noch einige kinderlose Löwinnen zu einer derartigen Familiengruppe. Natürlich kann der aus Löwinnen und Junglöwen bestehende Verband von einem, zwei oder gar mehr Mähnenlöwen begleitet werden, sei es nur ganz vorübergehend, sei es auf längere Zeit. Die Bindung der männlichen Tiere an ein bestimmtes Rudel dürfte in löwenreichen Gegenden allerdings wesentlich lockerer sein als gemeinhin angenommen wird. Nicht selten ziehen zwei oder drei Mähnenlöwen monate- oder gar jahrelang zusammen herum, wobei sie sich von Zeit zu Zeit auf einige Tage, möglicherweise auch Wochen, trennen, wenn der eine oder andere einer Löwin den Hof macht. Junglöwen, die von ihren Müttern verlassen worden sind, bleiben meist noch während geraumer Zeit beisammen und bilden ein Junggesellenrudel.“

Ihre Beute erjagen diese Rudel gemeinsam und gehen dabei mit beachtlicher Strategie und Zusammenarbeit vor. Je nach Erfordernis der Lage arbeiten die Löwen mit Einkreisung, Zangenbewegung oder gegenseitigem

Zutreiben des Wildes.<sup>21)</sup> Dabei legen sich einige Tiere in einen Hinterhalt, während der Rest des Rudels die entsprechende Wildherde umgeht und durch seine Witterung, seine Erscheinung oder Lautgebung die Flucht auf das Versteck der anderen hin auslöst. Für das Verhalten der Löwen dabei sei wiederum Guggisberg zitiert:

„Meist jagen die Löwen lautlos und die Treiber begnügen sich damit, dem Wild ihre Witterung zu geben. Einige hustende oder grunzende Laute mögen vor allem als gegenseitige Signale dienen. Hie und da aber brüllen sie, um Tiere in die Flucht zu jagen. Das geschieht besonders, wenn sie eingekralltes Vieh zum Ausbrechen bringen wollen.“

Gehören dem Rudel sowohl Löwen als auch Löwinnen an, so amtieren sehr oft die männlichen Tiere als Treiber, während die Löwinnen das Töten besorgen. Wenn es aber ein besonders schwieriges Umgehungsmanöver zu bewerkstelligen gilt, so ist es bisweilen ein weibliches Tier, das diese Aufgabe übernimmt und damit das Wild den anderen Mitgliedern des Rudels zuzutreiben sucht. Die Löwin ist eben die Wildspäherin und Jägerin, ihr fällt beim Beutefang ganz eindeutig die Führung zu.

Das will natürlich nicht besagen, daß der männliche Löwe überhaupt nicht jagt; es kann sogar vorkommen, daß einer im Angriff auf eine Beute den Löwinnen des Rudels vorangeht. Oft trifft man zudem Mähnenlöwen einzeln, zu zweien oder sogar in größeren Gruppen, und da müssen die Herren wohl oder übel selber Beute machen. Sie ergreifen allerdings jede Gelegenheit, sich bei Löwinnen zu Gast zu laden. Wenn das Rudel darauf aus ist, ein Stück Großwild niederzureißen, so ruhen jeweils auch die zur Gemeinschaft gehörenden Mähnenlöwen, ihr Schwergewicht und ihre große Körperkraft in die Waagschale zu werfen.“

Beim Angriff eines Löwen und mehrerer Löwinnen auf eine übergroße Zebraatruppe einer Versuchsreihe von Grzimek (1960) wurde beobachtet, daß der Löwe das Kunstzebra zuerst packte.

Innerhalb der Löwenrudel besteht eine mehr oder weniger ausgeprägte Rangordnung, wobei die starken Mähnenlöwen dominieren (Guggisberg).

Im Gegensatz zu der Lebensweise des Löwen steht die des Tigers. Dieser ist in der Regel Einzelgänger, der ein eigenes größeres Jagdrevier für sich beansprucht.<sup>22)</sup> Nur zur Brunstzeit finden sich die Paare zusammen und blei-

<sup>21)</sup> Kühme (Z. f. Säugetierkde. 31: 205—213, 1966) analysiert dieses Verhalten neuerdings folgendermaßen: „Ein Beuteobjekt schleichen sie (die Löwen) in Fächerformation an. Je älter und erfahrener sie sind und je näher sie dem Beutetier kommen, desto langsamer gehen sie vor. So bietet sich schon von selbst eine Rollenverteilung an, in der die voreiligen Jünger die Treiber sind, welche die Aufmerksamkeit des Wildes auf sich ziehen, während die alterfahrenen Löwen umsichtiger vorrücken, eher übersehen werden und somit in eine bessere Angriffsposition kommen können.“

<sup>22)</sup> Schaller („Ein Jahr bei den Tigern“, Das Tier, 6. Jhg. 4: 31—35, 1966) schreibt allerdings: „Was das Verhalten der Tiger zu ihresgleichen betrifft, so sind sie vielleicht in keiner Hinsicht so falsch beurteilt worden wie in eben dieser. So wird oft behauptet, daß sie stets Einzelgänger seien, außer während der Paarung. Es stimmt zwar, daß Tiger im allgemeinen allein jagen, aber es ist bei ihnen auch ganz üblich, sich während der Nacht kurz zu treffen.“

ben dann auch für z. T. lange Zeit, selten viele Jahre bis das ganze Leben lang, in enger Verbindung (z. B. Burton, R. G., 1931, 1933; Hearsey, 1932). Zur Entwicklung einer „Dauerehe“ zwischen Tigern scheint also nicht Zusammenhalten auf engem Raum erforderlich, wie es Leyhausen (1962) als Bedingung dafür ansieht.

Aus Sumatra berichtet Ladiges (1951), daß der Tiger nach Angabe einheimischer Tigerjäger hier nicht selten in Gesellschaft zu zweien oder dreien jagen soll. Ebenfalls für den indonesischen Tiger gibt Delsman (1951) an, daß er gewöhnlich in Paaren lebe.

Viele Beobachtungen von bis zu sechs zusammen herumstreifender Tiger liegen aus Indien vor (Blanford, 1888—91; Burton, R. G., 1931, 1933; Cahalane, 1943; Morris, 1931; Swire, 1930). Es handelte sich dabei, nach den Beobachtungsangaben zu schließen, jedoch wohl stets um Familien aus einem ♀ mit seinen fast erwachsenen Jungen, seltener auch von einem ♂ begleitet, was auch Blanford (1888—91) und Ismail (1960) ganz generell für alle Beobachtungen mehrerer Tiger zusammen außerhalb der Paarungszeit annehmen. Die Jungtiere können bis zum Alter von etwa 2 Jahren bei der Tigerin bleiben (Burton, R. G., 1933 und Ismail, 1960). Bei allen diesen Beobachtungen ist ein jagdlicher Zusammenhalt beider Partner nur beim Angriff auf wehrhaftes Großwild (Elefanten, Büffel) bekannt geworden (Anderson, 1926; Narayan, 1927). Ein strategisches Vorgehen bei der Jagd scheint jedoch kaum vorzukommen, wenn auch die Bombay Nat. Hist. Soc. angibt (1935), daß zuweilen (selten) Treibjagden von einer Tigerfamilie ausgeübt würden. Nach Singh (1956) tötet im Falle eines zusammen streifenden Tigerpaares der männliche Partner die Beute, im Gegensatz zu Löwe und Leopard, wo dies gewöhnlich von den weiblichen Tieren besorgt wird.

In ähnlich geringer Häufigkeit wie beim Tiger scheint ein Zusammenleben zweier Individuen beim Jaguar aufzutreten, der normalerweise gleichfalls Einzelgänger ist. Wenn zwei Jaguare zusammen beobachtet werden, dürfte es sich ebenfalls meistens um eine Mutter mit einem älteren Jungen handeln. Zur Paarungszeit bleiben ähnlich wie beim Tiger beide Geschlechter näher beieinander (Brehm). Sie unterstützen sich wohl gegenseitig beim Kampf, jagen aber kaum gemeinsam (vergl. dazu auch den wohl weitgehend unter künstlichen Bedingungen aufgenommenen Jaguar-Spielfilm „Wilde Katzen“ von W. Disney).

Wiederum ähnliche Verhältnisse sind beim Leopard zu finden. Allerdings sind bei diesem schon gewisse fortgeschrittenere soziale Tendenzen festzustellen. Obwohl auch die Leoparden meist allein umherstreifen, trifft man doch häufig zwei oder sogar drei zusammen jagende Leoparden an. Es sei an dieser Stelle eine Beobachtung von Grzimek (1959) angeführt, der eines Tages im Tiefflug über dem Ngorongoro-Krater (Ostafrika) unter anderem zwei Leoparden sah, die auf der Jagd waren, und sich daraufhin am Kraterboden absetzen ließ:

„Die beiden Leoparden haben inzwischen einen der Schabracken-Schakale gefangen, es muß ganz schnell gegangen sein. Nun spielen sie mit dem

toten Tier wie Katzen mit einer Maus. Der eine springt noch einmal darauf zu, packt den Schakal im Genick und gibt ihm einen Prankenschlag, daß er ein Stück wegfliegt. Der andere Leopard hat im Gras gelauert. Nun schnellert er mit einem großen Satz vor und ‚fängt‘ den toten Schakal noch einmal.“

Dieses Verhalten ist als „Stauungsspiel“ in der Form des „Fangball-spieles“ im Sinne Leyhausens (1956a) aufzufassen, wie es bei jeder Katze beobachtet werden kann. Wichtig dabei ist jedoch, daß im vorliegenden Fall zwei Leoparden koordiniert beteiligt sind. Diese Koordination beim Spiel, bei dem sämtliche Teilhandlungen des normalen Beutefangs ausgeführt werden, wenn auch völlig regellos einander folgend, weist darauf hin, daß auch eine Koordination zweier Leoparden beim wirklichen Beutefang möglich ist.

Den Beweis dafür liefern verschiedene Beobachtungen an indischen Leoparden. Nach Berg (zit. nach Krumbiegel, 1953) sollen „Leoparden Hulmane durch schnelles Klettern verwirren und ‚kopflos‘ machen, so daß sie in der Angst sogar fehlgreifen und abstürzen [desgl. auch nach Morris, 1953a; Kumar, 1955]. Ein Leopard schüttelte sogar die Affen von dünnen Zweigen herunter, der andere lauerte ihnen am Boden auf“. Ähnliches berichtet Ali Khan (1938), der ein Leopardenpaar auf der Langurjagd beobachtete. Nach Beobachtungen von Mosse (1930/31) und Angabe von Singh (1956) schlägt bei gemeinsamem Jagen eines Leopardenpaares normalerweise wie beim Löwen das ♀ die Beute.

Der Paarzusammenhalt ist beim Leoparden oft sehr eng, wie viele Beobachtungen besonders indischer Leopardenpaare beweisen (z. B. Donald, 1926; Morris, 1931b). Gleicherweise bleiben auch die Jungen oft lange bei den Eltern (z. B. Beobachtungen von Burton, R. W., 1931). Werden mehr als drei Leoparden zusammen beobachtet, so dürfte es sich fast immer um den Fall handeln, daß fast erwachsene Jungtiere mit den Eltern herumstreifen. Es liegt auch eine Beobachtung eines Leopardenpaares vor, das mit zwei halberwachsenen und zwei kleinen Jungen eines späteren Wurfes zusammen war (Morris, 1941). Dabei war die festgestellte Marschordnung äußerst interessant: Anführend das ♂, dann die beiden halberwachsenen Jungen, dann die beiden kleinen Jungen, zuletzt das ♀.

Das Verhalten des Leoparden stellt somit infolge der Möglichkeit jagdlicher Koordination eine erste Vorstufe zum Verhalten des Löwen dar, bei dem diese Koordination mehrerer Individuen, wie oben beschrieben, zur höchsten Ausbildung gelangt. Der Zusammenschluß zweier oder dreier adulter Leoparden kann also über den meist sich nur in geringem Maße jagdlich auswirkenden Zusammenschluß zweier Individuen bzw. der Paarbildung bei Tiger und Jaguar hinaus als Ansatz zur Bildung echter Verbände wie die Rudel des Löwen betrachtet werden.

Der Irbis als letzter Vertreter der Pantherkatzen soll wiederum meist Einzeljäger sein. Jedoch sagt Schaposchnikoff (1956), daß Irbisse auch manchmal in Gruppen jagen und berichtet eine Beobachtung von einem Familienverband von 5 Tieren, die ein Wildschwein überfielen, dabei alle

aber fast gleichzeitig über ihr Opfer herfielen und somit keine Koordination bei der Jagd zeigten.

Bei der Gesamtbeurteilung dieses Verhaltensmerkmals — Geselligkeit — müssen wir uns einschränkend jedoch bewußt bleiben, daß die Neigung zur Geselligkeit bei diesen Arten im allgemeinen individuell variabel sein kann und so lediglich das Durchschnittsverhalten als nicht absolutes Merkmal herangezogen werden kann. Es können in dieser Beziehung selbst so seltsame Verhaltensweisen auftreten wie ein fester Zusammenschluß von Leopard und Tigerin, auch zur gemeinsamen Jagd, wobei der Leopard normalerweise die Beute schlägt und die Tigerin nur bei zu großem Wild ebenfalls am Schlagen beteiligt ist (Ali Khan, 1936). Ein von Montearth (1936) beschriebenes Zusammenleben von Leoparden und Wildschweinen (nicht Bären, wie Krumbiegel, 1953 fälschlicherweise übersetzt!) dürfte dagegen lediglich ein gegenseitiges Dulden bei Kommensalismus der Wildschweine gewesen sein.

## Ergebnis:

Als einzige der behandelten Arten bildet der Löwe größere Rudel, die auch gemeinsam jagen. Die Löwen legen dabei eine erstaunliche Strategie und Zusammenarbeit an den Tag. Ansätze zu diesem Verhalten sind beim Leopard zu finden, der so dem Löwen am nächsten zu stehen scheint. Der Leopard zeigt aber auch in seiner diesbezüglichen Verhaltensweise starke Ähnlichkeit mit Jaguar und Tiger, so daß er zwischen diesen und dem Löwen eine Mittelstellung einnimmt. Der Irbis schließt an die Verhältnisse bei jenen an. Stammesgeschichtlich ist das Einzeljägertum als ursprünglich anzusehen, aus dem sich über Zwischenstufen, wie sie der Leopard zeigt, die Verbandsbildung des Löwen entwickelte.

## e) Paarungsverhalten

Leyhausen (1950) nimmt für den Normalfall deutliche Unterschiede in der Heftigkeit des Begattungsausgangs bei Löwe und Tiger an. Es ist nun nachzuprüfen, wieweit diese Aussage berechtigt ist, bzw. ob hierin tatsächlich bezeichnende Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bestehen, die als Verwandtschaftskriterium herangezogen werden können.

Leyhausen stellt fest, daß der Ausgang der Begattung beim Löwen recht ruhig ist, und führt gegensätzlich lautende Berichte, wie von Cooper (1942) auf Abweichungen infolge außergewöhnlich stark aufgetauter Erregung zurück. Cooper machte seine Untersuchungen an Löwen, bei denen die Geschlechter getrennt gehalten und erst zur Begattung für ganz kurze Zeit zusammengelassen wurden. Bei einer von Cooper beschriebenen Gruppe gerade geschlechtsreif gewordener Tiere, in der ausnahmsweise die ♂♂ und ♀♀ noch zusammenlebten, ergab sich ein deutlicher

Gegensatz zu seinen übrigen Beobachtungen, indem die Begattung ruhig ablief. — Der Begattungsausgang beim Tiger wird dagegen von *Leyhausen* als heftig angegeben.

Angaben aus freier Wildbahn liegen für diese Verhaltensweise leider nur wenige vor. Für den Löwen scheinen die Mitteilungen *Guggisbergs* (1960) die Vermutung zu bestätigen, daß der Paarungsausgang meist sehr ruhig vonstatten geht und daß auch der Nackenbiß, den *Antonius* (1939) als „Symbolhandlung“, als Verhaltenrelikt, ansieht, meistens unterbleibt oder nur angedeutet wird.<sup>23)</sup> (Bei der Hauskatze als darin primitiver Felidenart wird der Nackenbiß schon zu Beginn der Kopula genommen und dauert während der ganzen Phase an [*Whalen*, 1963].) Doch kommen nach anderen Autoren auch z. T. starke Verwundungen bei der Paarung vor, einerseits bei der Löwin durch Biß des Löwen (*Adams*, 1960), andererseits beim Löwen durch Prankenschläge der Löwin nach Ende der Begattung. Heftiger Begattungsausgang scheint bei jüngeren Löwen häufiger vorzukommen als bei älteren.

Vom Tiger ist dafür aus dem Freiland fast nichts bekannt.<sup>24)</sup> Beim sibirischen Tiger fand *Doerries* (1927/28) Brunstplätze, die „Spuren von Raufereien größeren Umfanges aufwiesen“. Wahrscheinlich gingen diese Spuren aber weniger auf die Begattung als auf Kämpfe der ♂♂ zurück. Von Raufereien nach der Begattung spricht jedoch auch *Baikoff* (1925):

Nach meinen Zoobeobachtungen können für den Löwen diese Angaben voll bestätigt werden. Die Begattung geht normalerweise verhältnismäßig ruhig vor sich, meist von leisem bis mittelstarkem Knurren der Löwin, im Moment des Genitalkontaktes auch des Löwen begleitet. Aber auch diese Geräuschkulisse kann noch wegfallen, so daß in selteneren Fällen die Begattung ganz ruhig verläuft. Der Ausgang ist meist ebenfalls recht ruhig; der Löwe tritt zur Seite, die Löwin bleibt liegen bzw. läßt sich auf die Seite oder den Rücken rollen. Der Nackenbiß bei der Kopula kann stattfinden (Taf. XVIII, Fig. 66), häufiger aber unterbleiben, bzw. wird meist nur symbolisch über dem Nackenfell des ♀ ausgeführt (Fig. 67).

Die Begattung beim Tiger ist dagegen meist sehr geräuschvoll; das Knurren und Grollen des ♀ steigert sich kurz vor dem Nackenbiß, der gleichzeitig mit der Ejakulation erfolgen dürfte (*Antonius*, 1943), sehr stark bis zum röhrenden Brüllen, desgl. dann auch beim ♂. Der Ausgang ist jedoch oft sehr ruhig, so daß in der Begattung des Tigers ein Unterschied zum Löwen, der unter nicht ganz natürlichen Bedingungen, wie *Cooper* beschreibt, genau gleiches Verhalten während der Paarung besitzen kann, höchstens quantitativ besteht, nicht aber qualitativ.

<sup>23)</sup> Gute Bilder von einer Löwenkopulation in freier Wildbahn gibt *Kühme* (Z. f. Säugetierkde. 31: 205—213, 1966).

<sup>24)</sup> Neuerdings schreibt *Perry* (1965) in seiner Zusammenstellung von Freilandbeobachtungen: „In the act of mating the tiger, roaring, seizes the tigress's nape, and she may be severely torn by his fangs and talons; while he for his part is careful to retreat immediately the mating is concluded, before the tigress can strike him.“



Beim Leoparden können alle nur denkbaren Arten des Begattungsausganges verwirklicht werden. Die Begattung selbst kann zuweilen sehr ruhig verlaufen, manchmal auch von Schnurren begleitet, das am Ende in Grollen übergehen kann, oder auch von leisem Knurren und Grollen während der ganzen Paarung; sie kann aber auch, was häufiger der Fall ist, sehr geräuschvoll vonstatten gehen, von starkem Grollen begleitet, das sich kurz vor oder im Moment des Nackenbisses zu lautem, durchdringenden Kreischen, manchmal auch zu gurgelndem Schreien des ♂ und zu Knurren des ♀ steigert.

Für den Ausgang der Begattung gibt es folgende Möglichkeiten:

♂ tritt oder springt zur Seite oder zurück.

♀ 1. Bleibt liegen, läßt sich auf die Seite oder den Rücken rollen,

2. springt auf,

3. läßt sich auf den Rücken fallen und schlägt mit den Pranken nach dem ♂ (häufigster Ausgang, Taf. XVIII, Fig. 70),

4. springt auf und schlägt nach dem ♂.

Diese verschiedenen Möglichkeiten können sogar vom gleichen Paar im Verlaufe einer Paarungsperiode, ja manchmal am gleichen Tag verwirklicht werden und erscheinen demnach als äußerst stark von der jeweiligen Erregung und Stimmung der Partner abhängig. Für das Freileben des Leoparden schildert die Bombay Nat. Hist. Soc. (1935) die Begattung wie folgt: „Their mating is accompanied by noisy demonstrations, by snarling and spasmodic roarings“.

Ähnlich erscheinen die Verhältnisse auch beim Jaguar. Allerdings liegen mir für diese Art nicht genügend Beobachtungen für dieses Verhalten vor, so daß keine Einteilung und Häufigkeitsanalyse wie beim Leoparden stattfinden kann. Im Ganzen gesehen entsprechen die Begattung bei Leopard und Jaguar mehr der des Tigers als der des Löwen. Die Unterschiede sind jedoch nicht ständig vorhanden, sondern bei allen Arten kommen alle Möglichkeiten vor, nur in verschiedener Häufigkeit, woraus sich die Abweichungen der Arten voneinander erst ergeben. Der Löwe wäre dabei den anderen Arten gegenüber zu stellen, da bei ihm die Begattungen unter Normalbedingung fast stets ruhigen Verlauf und ruhigen Ausgang nehmen.

Das Unterlassen des Nackenbisses ist keine Einzelercheinung des Löwen. Beim Leoparden kann in manchen, wenn auch selteneren Fällen, der Nackenbiß ebenfalls nur angedeutet werden, ohne daß das ♂ wirklich zubeißt.

Der quantitativ abweichende Paarungsverlauf des Löwen muß wohl im Zusammenhang mit seiner geselligen Lebensweise gesehen werden, d. h. nicht als selbständig verwertbare Erscheinung, sondern von letzterer abhängig.

In diesem Zusammenhang zeigt auch allein der Löwe die von *Leyhausen* so benannte „Eifersuchsreaktion“, wobei während der Paarungszeit das ♂ gegen alle anderen Rudelmitglieder bzw. im Zoo gegen Menschen, die in die Nähe des Paares kommen, äußerst angriffslustig wird (*Leyhausen*), während Tiger, Leoparden und Jaguare als Arten, die sich gewöhn-

lich nur zur Paarung zusammenfinden, sich gerade in dieser Zeit sehr anschmiegsam zeigen.<sup>25)</sup>

## Ergebnis:

Unterschiede im Verlauf und Ausgang der Begattung sind bei den beobachteten Arten nur quantitativer Art. Beim Löwen ist die Paarung und ihr Ausgang meist sehr ruhig, bei Tiger, Leopard und Jaguar meist heftiger. Diese Unterschiede können jedoch nicht systematisch verwertet werden, da sie von der Lebensweise der Arten abhängig erscheinen.

### f) „Artcharakter“

Über den „Artcharakter“ von Löwe und Tiger schreibt der Tierlehrer T o g a r e (1940) in etwas volkstümlich-vermenschlichender Ausdrucksweise, die uns aber hier nicht weiter zu stören braucht, folgendes (unwesentliche Partien sind herausgekürzt): „Der Löwe, besonders der männliche, ist von leicht zu erfassender, meist stetig bleibender Wesensart. Ein behagliches und möglichst beschauliches Dasein geht ihm über alles. Die Löwin ist von lebhafterem Temperament, bei weitem aber nicht so lebhaft wie der Tiger. Der Tiger ist ein ausgesprochener Choleriker. Er ist seelisch weich und anschmiegsam. Schnell aber erwacht um geringfügiger Ursache willen auch der Jähzorn in ihm. Dann schnellt er mit gewaltigem Fauchen voran. Aber solch brüllendes Fauchen und ein blitzschneller Hieb genügt für gewöhnlich auch schon, seinen Zorn abklingen zu lassen. Der Löwe frißt sozusagen seinen Groll und Zorn in sich hinein, ohne zunächst viel mehr als ein unwilliges Knurren von sich zu geben. Ein Löwe, der vielleicht wochenlang verbissenen Grimm in sich aufgespeichert hat, wird zu einem furchtbaren Gegner. Mit geradezu taktischem Genie geht er eines Tages zum Angriff vor, nachdem er tage- und tagelang alle Schwächen des Feindes beobachtet und in scheinbar harmlosen Manövern geprüft hat.“

Zu dieser Aussage des mit beiden Arten erfahrenen Dompteurs kann ich persönlich mangels Dressurerfahrung kaum etwas hinzufügen; es bleibt allerdings fraglich, mit wieviel Löwen T o g a r e derartige Erlebnisse (überlegte Angriffe) hatte, um sicher verallgemeinern zu können. Nach meinen Beobachtungen des Verhaltens der anderen Arten können Leopard und Jaguar darin mehr dem Tiger verglichen werden. Die Sonderstellung des Löwen, die sich auch in der oben schon erwähnten Eifersuchsreaktion ausdrückt, welche auch T o g a r e hervorhebt, ist jedoch, wie zuvor für den

<sup>25)</sup> Zum Verhalten des Tigers bemerkt hierzu M a z á k (1965): „Die Paarungszeit bringt einen bemerkenswerten Stimmungswechsel bei den Brunsttieren mit sich, vorwiegend bei den Tigerinnen, die Männchen sind immer viel ruhiger. Die Tigerin kann in einem Augenblick ihren Kopf zärtlich am Kopf ihres Partners reiben und im nächsten Moment, durch nichts verursacht, gegen ihn heftig mit den Pranken losgehen.“

Begattungsausgang gesagt, weniger auf tatsächlich verwandtschaftlich stärkere Trennung zurückzuführen, sondern als Folge der in sozialer Hinsicht geänderten Lebensweise des Löwen anzusehen.

Der Löwe muß im „Charakter“ als gesellig lebende Art anpassungsfähiger und weniger leicht durch Artgenossen erregbar sein, als die mehr als Einzelgänger oder paarweise lebenden Arten, die meist bei der Begegnung mit einem Artgenossen mit diesem in Territoriumsstreitigkeiten kommen. In der Brunstzeit ist es dann genau umgekehrt; durch stärkere „Anschmiegsamkeit“ der Partner muß eine leichtere Kontaktfähigkeit der Einzelgänger hergestellt werden, während der Löwe sich dann meistens die anderen Geschlechtsgenossen im Rudel als mögliche Konkurrenten vom Hals halten muß.

## Ergebnis:

Im „Artcharakter“ unterscheiden sich nach Togare Löwe und Tiger sehr deutlich; Leopard und Jaguar kommen dem Tiger nahe. Ein Schluß zur Verwandtschaft ist daraus nicht zu ziehen, da diese Sonderstellung des Löwen im Zusammenhang mit seiner abweichenden Lebensweise gesehen werden muß.

### g) Aktivität

Nach Freilandbeobachtungen wird die allgemeine Aktivität der Pantherkatzen als recht unterschiedlich geschildert. Löwen sind recht träge und werden oft ruhend angetroffen, während Leopard, Jaguar und Tiger eher als in dauernder Bewegung befindlich beschrieben werden. Dagegen steht nun eine Beobachtungsreihe im zoologischen Garten (Haas, 1958), nach der die Trägheit aller untersuchten Pantherkatzen in zeitlicher Erfassung überraschend hoch erscheint. Dabei nimmt ein ausgewachsenes Tigerpaar mit 16 bis 18 Stunden Schlafzeit pro Tag die Spitze ein. Bei sechs erwachsenen Löwen ergab sich eine solche Zeit von 10 bis 16 Stunden. Etwa die gleiche Zeit verbringen auch Leoparden und Jaguare schlafend. Die übrigen Tätigkeitsstufen der beobachteten Tiere entsprechen sich ebenfalls.

Diese unter gleichen Bedingungen stattfindenden Beobachtungen könnten zu dem Schluß führen, daß die in Frage kommenden Arten anlagemäßig ähnlichen Aktivitätsdrang besitzen und daß die in freier Wildbahn davon anscheinend abweichende Aktivität nur auf die verschiedenen Bedingungen zurückzuführen ist, unter denen die einzelnen Arten leben. So kann der Löwe durch seine gesellige Lebensweise sich größere Ruhepausen gestatten als z. B. der Tiger, der als Einzeljäger größere Schwierigkeiten hat und meist länger jagen muß als die meist im Verband operierenden Löwen.

Dabei ist jedoch nicht zu übersehen, daß der Bewegungsdrang des Löwen den anderen Arten gegenüber tatsächlich absolut geringer erscheint, da deren Bewegung — Hin- und Herlaufen u. a. — meist mit deutlich größe-

rer Intensität als beim Löwen geschieht, wenn sie auch der Zeitdauer nach ihm etwa entspräche. Nach eigenen Beobachtungen laufen Leoparden, Jaguar und Tiger durchschnittlich jedoch auch zeitlich länger als Löwen. Allerdings kann ich dafür vorläufig exakte Zahlen nicht in ausreichendem Umfang angeben. Bei dieser Frage ist auch zu berücksichtigen, daß die Zoonhaltung mit gleichen Käfigbedingungen sich insofern eventuell verschieden auf die Aktivität auswirkt, als die Arten im Freileben verschiedene Biotope besitzen.

Wenn aber auch der Tiger, und Leopard und Jaguar ebenso, größeren Aktivitätsdrang als der Löwe besitzt, so mag im Grunde die spezifische Energieproduktion sich doch bei allen Arten entsprechen; sie wird aber beim Löwen außer durch Umsetzen in Bewegung auch in großem Umfang durch Brüllen abreagiert, was bei den anderen Arten nur in weit geringerem Maße eine Rolle spielt (vergl. aber dazu auch *Leyhausen*, 1950).

Eine anlagemäßig feste Tagesperiodizität bzw. -einteilung ist, soweit dies nach der Auswertung von Freilandbeobachtungen und nach Zooobservationsmöglichkeiten ist, nicht festzustellen. Festzuhalten ist lediglich, daß Hauptaktivitätsperioden meist in den Dämmerungsphasen liegen. Vom Löwen ist bekannt, daß er gerade darin große Plastizität zeigt. Ursprünglich, ohne die Bejagung durch den Menschen, waren die Löwen wohl genauso Tag- wie Nachttiere. Als dann aber in vielen Gebieten Afrikas die Verfolgung immer stärker wurde, gingen sie dort ganz zur nächtlichen Lebensweise über. Nach Einrichtung von Nationalparks in verschiedenen Gebieten stellte sich allmählich wieder die alte Lebensweise ein (*Guggisberg*, 1960).<sup>26)</sup>

In den zoologischen Gärten weicht in den Aktivitätszeiten der Irbis etwas von den übrigen Arten ab, durch stärkere Verschiebung in die Nacht. Das mag wenigstens zum Teil jedoch auch damit zusammenhängen, daß die Außentemperatur dem kälteliebenden Irbis in unserem Klima nachts mehr zusagt als am Tage. Jedenfalls zeigte sich in einer Beobachtungsserie bei warmem Herbstwetter nach plötzlichem Temperatursturz bei einem Individuum des Krefelder Tierparks auch stärkere Tagesaktivität. Winterbeobachtungen liegen mir leider nicht vor.

## Ergebnis:

In der Bewegungsaktivität dürfte sich der Löwe von Tiger, Leopard und Jaguar durch eine etwas größere Trägheit unterscheiden, während sich jene Arten darin etwa untereinander entsprechen. Der Löwe reagiert dagegen anscheinend mehr Energie durch Brüllen ab als die anderen Arten.

<sup>26)</sup> Nach Drucklegung dieser Arbeit erschienen „Beobachtungen zur Soziologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas“ von *W. Kühme* (Z. f. Säugetierkde. **31**: 205—213, 1966), worin im Gegensatz zur Ansicht *Guggisbergs* festgestellt wird, daß der Löwe auch in den Gebieten ausgesprochen nachtaktiv sei, wo er nicht bejagt wird.

## h) Anschneiden der Beutetiere

Zur Feststellung, ob ein Riß von einem Tiger oder einem Leoparden herrührt, haben indische Jäger entdeckt, daß sich die Stelle, an der die beiden Arten an ihren Beutetieren zu fressen beginnen, normalerweise grundsätzlich unterscheidet (Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959). Tiger fressen zuerst das Fleisch der Hinterkeulen, während Leoparden vorne, an Schulter und Brust beginnen. Nur in Ausnahmefällen (Pillai, 1959) beginnen alte Leoparden auch wie Tiger hinten zu fressen, während noch seltener das umgekehrte vorkommt, d. h., daß Tiger das Verhalten eines Leoparden zeigen.

Die Art und Weise, wie ein Beutetier aufgerissen, wie mit den Eingeweiden verfahren und wo der Riß angeschnitten wird, erscheint als Teil der den Pantherkatzen angeborenen Verhaltensweisen, wie aus einigen Beobachtungen von Adamson (1960) hervorgeht. Die von ihr isoliert aufgezogene Löwin hatte keine Möglichkeit, die Methode des Aufreißens und Behandeln von Beutetieren zu übernehmen oder zu erlernen (als Teil-Kaspar-Hauser-Versuch wertbar), zeigte aber bei der ersten sich ihr dazu bietenden Gelegenheit das gesamte Verhaltensinventar, das von Löwen nach vielen übereinstimmenden Freilandbeobachtungen dabei angewandt wird. Gleiches gilt für die von Carr (1962) aufgezogenen Löwen.

Wir können demnach die Methode, wie ein Riß angeschnitten wird, die nach dem eingangs Mitgeteilten bei wenigstens zwei Arten einen deutlichen Unterschied aufweist, als Kriterium für die Verwandtschaftsfrage heranzuziehen versuchen. Ausnahmen, die bei diesem Verhaltensmerkmal öfters vorkommen, sind darauf zurückzuführen, daß, wie aus eigenen Zoobeobachtungen hervorgeht, die Pantherkatzen gerade beim Fressen große Individualisten sein können, die z. T. ihre ganz persönlichen Methoden entwickeln, was besonders bei alten Tieren zu größeren Normabweichungen führen kann.

Diese Abweichungen sind für unsere Fragestellung jedoch von geringem Interesse. Wir wollen uns daher auf die Beschreibung der üblichen Methoden des Beuteanschneidens beschränken, soweit sie aus übereinstimmenden Freilandbeobachtungen als genügend gesichert angesehen werden können:

a) Löwe: (nach Adamson, 1960; Cahalane, 1943; Carr, 1962; Guggisberg, 1960; Jobaert, 1954; Selous, 1908; Ullrich, 1962; Yates, 1935)

1. Aufreißen des Beutetieres an dünner Hautstelle zwischen den Hinterchenkeln, am Abdomen.
2. Herauszerren der Eingeweide; Ausdrücken der Därme mittels Durchziehen durch die Vorderzähne, Fressen eines Teiles derselben; Zur-Seite-Schaffen (einige Meter) der Reste von Magen und Därmen und von deren Inhalt, Verscharren dieser Teile (an dafür ungeeigneten Lokalitäten oft

nur Ausführen einiger „symbolischer“ Scharrbewegungen; Fressen von Leber, Niere, Herz und Lunge.

3. Beginn des weiteren Fressens am Rippenfleisch oder an Weichen und Keulen.

b) Leopard: (nach Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959; Yates, 1935; Zukowsky, 1924)

1. Aufreißen des Beutetieres zwischen den Hinter- oder Vorderschenkeln oder vorne am Bauch.
2. Herauszerren der Eingeweide; Zur-Seite-Schaffen des Restes von Magen und Därmen und Verscharren dieser Teile; Fressen der inneren Organe.
3. Beginn des Fressens am Rippenfleisch, nur selten an den Keulen (bei starken, alten Leoparden).

c) Tiger: (nach Anderson, 1955 und 1957; Blanford, 1888—91; Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1909 und 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959)

1. Aufreißen des Beutetieres zwischen den Hinterschenkeln.
2. Herauszerren von Magen und Därmen, Zur-Seite-Schaffen und Verscharren; Fressen der inneren Organe.
3. Beginn des Fressens an den Hinterkeulen.

d) Irbis: (nach Schaposchnikoff, 1956, nur eine Beobachtung zum Anschneiden eines erlegten Bären)

Fressen der inneren Organe und des hinteren Körperteiles, von der Analregion her.

Vom Jaguar liegen mir für diese Verhaltensweise leider keine Angaben vor, so daß diese Art nicht einbezogen werden kann. Bei den behandelten Arten zeigt sich, daß die Art und Weise und die Stelle des Aufreißen der Beutetiere gleich ist, nur beim Leoparden größeren Spielraum hat als bei den anderen Arten. Für unseren Punkt 2, die Behandlung der Eingeweide, dürfte ebenfalls ziemliche Gleichheit vorliegen, jedenfalls im abschließenden Verscharren. Ein Unterschied, der den Löwen herausheben könnte, bestünde höchstens darin, daß dieser mehr vom Darmtrakt zu fressen scheint, ehe der Rest weggeschafft und verscharrt wird.

Die eingangs aufgezeigten Unterschiede liegen in Punkt 3; während jedoch danach Tiger und Leopard recht deutlich getrennt sind, ist der Löwe keiner der beiden Arten allein anzuschließen, da sein Verhalten darin weniger stark festgelegt erscheint und er sowohl am Rippenfleisch wie der Leopard, als auch an den Keulen wie der Tiger beginnen kann. Nähere Beziehungen zeigen sich aber eher zum Leoparden, da bei diesem alte Individuen öfters auch hinten zu fressen beginnen, also dann ähnliche Plastizität wie der Löwe zeigen; daß der Tiger wie ein Leopard vorne beginnt, geschieht, wie bereits erwähnt, weit seltener. Da das Anschneiden beim Irbis — nach der einen vorliegenden Beobachtung — wie beim Tiger von hinten her geschieht, könnte dieses Verhalten das ursprünglichere sein.

## Ergebnis:

In der Methode des Anschneidens der Beutetiere und der Stelle, an der jene angefressen werden, unterscheiden sich nach der Jagdliteratur besonders Tiger und Leopard deutlich, während der Löwe ein mehr intermediäres Verhalten zeigt, näher aber dem Leoparden anzuschließen ist. Das Verhalten des Tigers erscheint als das ursprünglichere, da es beim Irbis ähnlich zu sein scheint.

## 4. Genetischer Vergleich an Hand zwischenartlicher Bastarde

### a) Pantherkatzenbastarde

Von den Pantherkatzen waren mit Ausnahme des Irbis bereits alle Arten in verschiedener Kombination an Kreuzungen beteiligt. Auch die Bastardierung mit einem Angehörigen der *Felinae*, dem Puma, mit Leopard und Jaguar ist gelungen und zeigt, wie eng die verwandtschaftlichen Beziehungen auch über die Unterfamiliengrenze hinaus bei den Feliden sind. Die durchgeführten Kreuzungen zwischen Pantherkatzen, soweit sie Erfolg hatten bzw. die Jungtiere aufgezogen werden konnten, veranschaulicht folgendes Schema (nach Angaben von Burton, R. G., 1933; Krumbiegel, 1953; Rörig, 1903):

	Löwe	Tiger	Jaguar	Leopard	Irbis
Löwe	++	+	+	+	—
Tiger	+	++	—	+	—
Jaguar	+	—	++	+	—
Leopard	+	+	+	++	—
Irbis	—	—	—	—	++

Bei einer Kreuzung Tiger  $\times$  Leopard erfolgten zweimal Frühgeburten, so daß gesicherter Erfolg hier noch aussteht (Rörig, 1903). Einen möglichen Bastard Tiger  $\times$  Leopard aus freier Wildbahn erwähnt Burton, R. G., (1933).

Zum Teil wurden auch schon Rückkreuzungen der Bastard-♀♀ mit ihren Elternarten oder aber auch Kreuzungen dieser mit anderen Arten vorgenommen (Rörig, 1903; Leyhausen, 1950; Guggisberg, 1960):

	Löwe $\times$ Tiger	Löwe $\times$ Leopard	Leopard $\times$ Jaguar
Löwe	+	—	+
Tiger	—	—	—
Jaguar	—	—	+
Leopard	—	—	—

Die Bastard-♂♂ sind, soweit bei Löwen-Tiger-Bastarden untersucht, unfruchtbar, infolge unvollständiger Spermiogenese. Bei Untersuchung von Rötelmastbastarden stellt Spannhof (1960) als Ursache der Sterilität der

F1-♂♂ ebenfalls die Unfähigkeit zur Spermenbildung fest. Die Ursache der gehemmten Spermiogenese ist jedoch noch offen. Es handelt sich offenbar um ein bei allen männlichen Säugerbastarden (Artbastarde) gleiches Prinzip. Allerdings soll nach unsicheren Berichten (Fitzinger, 1869) einmal mit einem Leopard-Jaguar-Bastardpaar weiter gezüchtet worden sein, was eine außerordentlich nahe Verwandtschaft beider Ausgangsarten voraussetzt.

Rückkreuzung in zweiter Generation wurde lediglich, wie bei der Besprechung der Fellzeichnung bereits behandelt, mit einem Bastard-♀ Löwe/Tiger  $\times$  Löwe mit einem Löwen erfolgreich durchgeführt (K em n a, 1953).

Während die Bastarde der Pantherkatzen untereinander durchaus normal und so groß oder durch Luxurieren größer als die Elternarten sind, blieb ein Leopard-Puma-Bastard klein, anfällig und im Verhalten „etwas stumpfsinnig“ (R ö r i g, 1903; H a l t e n o r t h, 1936 b), und zeigt somit eine verwandtschaftlich stärkere Trennung der Ausgangsarten, die ihrer Stellung in zwei verschiedenen Unterfamilien entspricht.

Luxurieren ist besonders von Löwen-Tiger-Bastarden als Regel bekannt; Leopard-Jaguar-Bastarde erreichen etwa Jaguargröße (Fitzinger, 1869), ein auffälliges Luxurieren trat bei ihnen nicht auf. Bei Bastarden stärker ungleichgroßer Arten, wie Löwe und Leopard, ist über ein mögliches Luxurieren ohne weiteres keine Aussage zu machen; die Tiere erreichen jedoch fast die Größe der Löwenmutter und sind weit größer als der Leopardenvater.

Verbunden mit dem Luxurieren der Körpergröße bzw. diese wohl bewirkend, ist bei Löwen-Tiger-Bastarden eine auffallend starke Entwicklungsverzögerung; so beginnt die Mähne der männlichen Tiere sich erst mit etwa 6 Jahren richtig zu entwickeln (L e y h a u s e n, 1950) (Vergleich: Löwe mit etwa 2[—3] Jahren). Das Luxurieren der Körpergröße verschwindet bei Rückkreuzung; der von L e y h a u s e n beschriebene Löwen/Tiger  $\times$  Löwe-Bastard war klein, anfällig und machte „den Eindruck einer kleinen rachitischen Löwin“.

Noch anfälliger waren die Rückkreuzungen dieses Tieres mit einem Löwen (= Rückkreuzung in zweiter Generation). Meist wurden die Würfe bereits tot aufgefunden; wenn nicht, starben die Jungtiere, bis auf zwei, in kurzer Zeit an Nabelinfektionen. Von den beiden überlebenden Individuen starb eines im Alter von 95 Tagen durch Gefäßruptur. Außerdem ergaben sich Schwierigkeiten beim Zahndurchbruch (K e m n a, 1953).

Die Rückkreuzungen eines Leopard-Jaguar-Bastardes mit einem Jaguar scheinen dagegen glatter gegangen zu sein (R ö r i g, 1903). Ebenfalls recht gut entwickelt war nach einer noch vorhandenen Abbildung (Taf. XXIII, Fig. 82) eine Kreuzung eines Leopard-Jaguar-Bastardes mit einem Löwen.

Es scheint sich nach der Konstitution und der Größe der Bastarde und ihrer Rückkreuzungen demnach eine engere Verwandtschaft innerhalb der Gruppe Löwe-Leopard-Jaguar zu zeigen, weniger eng dagegen zum Tiger, da die Bastarde Löwe  $\times$  Tiger eine auffallende Entwicklungsverzögerung haben und die Konstitution der Rückkreuzung allgemein schlechter war.



Bei Löwe-Leopard-Bastarden sind diese Entwicklungsverzögerungen nicht gegeben; die Mähne der männlichen Tiere beginnt sich wie beim Löwen schon mit etwa 2 Jahren zu entwickeln (Doi, schriftl. Mitt.).

Um die umständlich langen Benennungen der Bastarde, wie sie bisher hier im Text gebraucht wurden, zu vermeiden, wurden im Amerikanischen kurze, prägnante Bezeichnungen geschaffen, die sich aus dem ersten Namensteil des Vaternieres und dem zweiten des Muttertieres zusammensetzen, nicht immer gerade sprachlich schön, dafür aber im Allgemeingebrauch praktisch sind, da sie zugleich die Angabe des Geschlechtes der Elternarten enthalten. Für Löwen-Tiger-Bastarde bestehen somit die Namen „Tigon“ (= **Tiger** ♂ × **Lion** ♀) und „Liger“ (= **Lion** ♂ × **Tiger** ♀), für Leopard-Löwen-Bastarde „Leopon“ (= **Leopard** ♂ × **Lion** ♀). Andere Namen scheinen zur Zeit noch nicht geprägt zu sein, da in den letzten Jahren nur Vertreter dieser Kreuzungstypen in verschiedenen Zoos lebten.

Für den wissenschaftlichen Gebrauch sind jedoch Bezeichnungen vorzuziehen in der Form z. B. *Panthera tigris* ♂ × *leo* ♀ (= Tigon), für Rückkreuzungen z. B. *Panthera leo* ♂ × (*leo* ♂ / *tigris* ♀) ♀, für Kreuzungen mit Vertretern anderer Gattungen z. B. *Panthera pardus* ♂ × *Puma concolor* ♀. Diese Form der Benennung läßt allein eine eindeutige Definition zu, auch im Hinblick auf Unterarten der Elternarten, soweit diese bekannt sind, z. B. *Panthera tigris sumatrae* ♂ × *leo* ssp. ♀.

#### Einzelbeschreibung der bekannten Großkatzen-Bastardtypen:

##### 1. *Panthera tigris* ♂ × *leo* ♀ (Tigon) und *Panthera leo* ♂ × *tigris* ♀ (Liger) (Taf. XIX, Fig. 71—74; Taf. XXI, Fig. 77)

(Nach Beschreibungen und Abbildungen von Fitzinger, 1868; Heck, 1932; Krumbiegel, 1953; Leyhausen, 1950; Pocock, 1935; Rörig, 1903; Urbain & Rinjard, 1949, sowie der Auswertung von Unterlagen, die von Haltenorth freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden, und eigener Untersuchungen von 4 Fellen adulter und 2 juveniler Bastarde und 3 Schädeln adulter Individuen, dazu Lebendbeobachtungen dreier Bastard-♀♀ im Parc zoologique du Bois de Vincennes, Paris.)

Sehr groß, meist sogar etwas größer als normale Löwen und Tiger.

**Körperbau:** Beinlänge und Rückenlinie etwa zwischen Löwe und Tiger, aber stark variierend. Profil abgewinkelt, z. T. aber Nase vorn höher, dadurch gewisser Ausgleich. Nasenbreite und -form etwa zwischen Löwe und Tiger, variierend. Fellgrundfarbe hell, fahl ockergelb bis rostgelbbraun, löwenähnlich, aber etwas intensiver im Ton. Helle Stellen an Kopf und Unterseite in hellerer Tönung der Grundfarbe bis weißlich. Zeichnung aus braunen, schattenhaften Streifen und Flecken, am Kopf und gegen das Schwanzende zu Zeichnung dunkler bis fast schwarz (am Schwanzende). Farbe des Felles und der Zeichnung abhängig von den Unterarten der Elterntiere, besonders des Tigers, danach heller oder dunkler, fahler oder satter. Streifen kurz, mit großem breiten Innenhof; meist, besonders hinten an der Flanke, übereinanderstehende langgezogene Rosetten oder Kurz-

streifen zu Ketten mit breiten Innenhöfen zusammengefloßen; vorn an der Flanke und an den Vorderbeinen meist mehr kürzere Streifen bzw. etwas gestrecktere Flecken, z. T. aber auch noch längere und dünnere Streifen; an Beinen und Hals gestreckte Solidflecken; auf Oberschenkel längere und dünnere Streifen. Streifenlänge und -breite und Zusammenfließen in Ketten abhängig von der Unterart des Elterntigers, weniger des Löwen, kürzer oder länger, mehr als Flecken oder mehr als Streifen (mehr als Flecken bei Bengaltiger, längere Streifen bei Java- oder Sumatratiger). Kurzstreifen mehr als Rosetten ausgebildet, d. h. Ränder um den Innenhof mehr in Einzelflecken aufgelöst als beim Tiger. Zahl der Flecken (Streifen) an der Flanke etwa 5—6 von Bauch- bis Rückenmitte, etwa 6—7 zwischen Vorder- und Hinterschenkel; nach Unterart der Elterntiere etwas variierend. Schwanz wie beim Tiger geringelt. Stirnzeichnung aus Solidflecken, die z. T. etwas seitlich gestreckt sind, in der Anordnung dem Typ I in Taf. XI, Fig. 38, ähnlich. Bei Jungtieren gesamte Fellzeichnung stärker tigerähnlich, Streifen allgemein länger. Bei ♂♂ in der Jugend nur Backenbart, im Alter (schwache bis mittelstarke) Halsmähne; bei einem Liger-♀ Backenbart und leichte Nackenmähne, gewisse Haarverlängerung auch in der Halsregion; ♀♀ sonst nur mit schwachem Backenbart (kann auch fehlen, wohl je nach Tigerunterart). Schwanzquaste sehr gering ausgebildet bis mittelstark (besonders bei älteren Tieren) (Taf. XIX, Fig. 72). Sonst keine Haarverlängerungen; Mähnenwirbel in der Lage wie beim Löwen variierend.

**Schädel:** Profillinie etwa intermediär zwischen Löwe und Tiger, mehr tigmäßig gewölbt; Schnauzenregion relativ etwas kürzer als beim Löwen. Stirnpartie ziemlich gleichmäßig gewölbt, bei alten ♂♂ flacher und mehr intermediär. Nasalia enden hinter den Maxillariaenden, sind aber dennoch kürzer als in der Regel beim Tiger und erscheinen dadurch mehr intermediär. Apertura nasi löwenmäßig breit, aber in der Umrißform dennoch tigerähnlicher. Foramen speno-palatinum mittelgroß (intermediär), variierend. Loch der Praesphenoidrostrumspitze mittelgroß bis groß, mehr leonin bis intermediär, in gleichem Ausmaß wie innerhalb einer Art variierend. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale getrennt. Hinterrand des Gaumendaches als dreifacher Bogen, mittlerer aber kleiner als gewöhnlich beim Löwen, dadurch mehr intermediär. Unterkiefer: Kein Schaukelkiefer wie beim Löwen, aber tigrine konkave Wölbung löwenähnlicher weiter hinten als in der Regel beim Tiger, dadurch mehr intermediär.

**Zähne:** Merkmale der Elternarten in wechselnder Kombination, Löwenmerkmale überwiegen dabei (für Detailbeschreibung vergl. Ka-bitzsch, 1960).

Schädel- und Zahnmaße dreier Bastardschädel (♂♂, erster aus Senckenberg-Museum Frankfurt, zweiter und dritter Museum Wien):

Gesamtlänge	355	296	310
Condylbasallänge	320	269	278
Basallänge	301	254	266

Jochbogenbreite	260	202	212
Temporalbreite	67	59	62
Unterkieferlänge	245	202	208
P <sup>3</sup> -Länge	26,2	24,1	23,2
	—	25,1	—
P <sup>4</sup> -Länge	36,5	34,1	33,5
	34,6	32,5	34,5
P <sub>3</sub> -Länge	20,6	18,0	16,4
	20,6	—	—
P <sub>4</sub> -Länge	27,7	25,2	—
	28,4	25,2	—
M <sub>1</sub> -Länge	27,2	26,4	26,0
	27,1	26,5	26,2

Verhalten: Aktivität allgemein etwas größer als beim Löwen. Flehmen tigermäßig. Brüllen dumpfer als beim Tiger, sonst zwischen Löwen- und Tigerklangfarbe variierend, individuell verschieden; kein Nachstoßen. Brüllen wie beim Tiger im Gehen, ohne Mitarbeit der Rumpfmuskulatur. Sexualverhalten individuell sehr verschieden, ähnlich differierend wie bei Löwe oder Tiger.

## 2. *Panthera pardus* ♂ × *leo* ♀ (= Leopon)

### a) *Panthera pardus delacouri* ♂ × *leo* ssp. ♀ (Taf. XX, Fig. 75—76; Taf. XXI, Fig. 78)

(Nach Abbildungen von A k a k i und einer von H. D o i liebenswürdigerweise überlassenen Fotoserie.)

Große Tiere, weit größer als ein Leopard, fast von der Größe einer Löwin. Hochbeiniger als ein Leopard, gedrungener gebaut; Rückenlinie ziemlich gerade bis leicht gewölbt; Nase in Höhe zwischen Leopard und Löwe intermediär, Profil wie bei Leopard oder Junglöwe, Kopfform allgemein aber mehr löwenartig; Schwanz leopardenlang. Grundfarbe leopardenhaft, gelbrötlich, fahl; Zeichnung fahler als beim Leoparden. Solid- und Rosettenflecken in gleicher Verteilung wie beim Leoparden (Löwe aber ähnlich!); Rosettenränder nicht stark, weniger als beim Leopardenvater aufgelöst in Einzelflecken; Randflecken der Rosetten kleiner als bei diesem, mehr wie beim Löwen; Rosetten z. T. eckig wie beim Leoparden und manchen Löwen, meist in querer Richtung etwas in die Länge gezogen wie beim Löwen, wobei vorn am Oberarm einige Rosetten zu einer längeren Querkette verschmolzen sein können; Hof der Rosetten dunkler als die Grundfarbe, selten mit einem Innenfleck, darin dem Leopardenvater entsprechend; Fleckenzahl wie beim Leoparden bzw. Löwen im allgemeinen; Kopfzeichnung wie beim Leoparden. Bei ♂♂ Backenbart und Halsmähne (bei 3-jährigem Tier schwach; Fig. 76 und 78 zeigen 2-jähriges Exemplar). Keine Schwanzquaste. Mähnenwirbel z. T. doppelt.

b) *Panthera pardus fusca* ♂ × *leo persica*? ♀

(Nach von Haltenorth zur Verfügung gestellten Unterlagen) (Fell und Schädel im Brit. Mus. London.)<sup>27)</sup>

Fell im allgemeinen wie Leopard erscheinend, Rückenmedianbereich dagegen stärker verdunkelt. Rosettenränder in 3—7 (besonders 5—6) Randflecken aufgelöst, diese z. T. deutlich in Zweiergruppen wie bei *P. pardus fusca* zusammenstehend. Höfe viel dunkler als die Grundfarbe. Rosetten nur im Oberarmbereich (vorne) löwenähnlich zu einer kürzeren Kette zusammentretend.

Schädel: Profil etwa leopardenhaft. Frontalia etwas gewölbt, fast mehr an Jaguar als an Leopard erinnernd, aber nicht löwenmäßig. Nasalia lang wie beim Leopard. Loch der Praesphenoidrostrumspitze löwenmäßig groß. Unterrand des Unterkiefers im vorderen Teil ziemlich plan bis leicht konvex, im hinteren Teil konkav, kein Schaukelunterkiefer.

3. *Panthera onca* × *pardus* (Taf. XXII, Fig. 79)a) *Panthera onca* × *pardus* (eine der Elternarten schwarz; vergl. unten!)

(Nach Beschreibung und Abbildung von Fitzinger, 1855 und 1868/69) (Fig. 79.)

Jaguargroß; ♂: Kopf-Rumpf-Länge 150 cm, Schwanz 75 cm; ♀: KR 135 cm, S 70 cm; Schulterhöhe bei beiden etwa 60 cm. Körper wie beim Jaguar untersetzt gebaut, Hals ziemlich kurz und dick, Beine relativ kurz, dick und kräftig. Kopf relativ groß, dick, rundlich; Stirn breit, Backen weit vorstehend, Schnauze ziemlich kurz und stumpf. Grundfarbe des Körpers dunkel fahl graubräunlich-olivfarben bis eisengrau, gegen den Rücken zu und auf der Oberseite des Kopfes dunkler bis fast schwarz, ein breites, unscharf begrenztes Rückenband bildend; gegen den Bauch hin heller, schmutzig weißgrau; Innenseite der Beine hell- bis dunkelgrau. Farbeindruck sehr ähnlich dem typischer Exemplare des abessinischen Leoparden, *Panthera pardus adusta*. Schnauze schwärzlich; an beiden Seiten der Oberlippe ein weißer Fleck, bzw. weiße Schnauzenspitze; Ohr auf der Außenseite schwarz, innen hell fahlgrau mit weißlichem Haarbüschel am Innenrand. Schwanz in der ersten Hälfte der Oberseite schwarz, seitlich fahlgrau, auf der Unterseite weißlich, gegen das Ende zu aber immer dunkler werdend bis vollkommen schwarz. Schwarze Solidflecken an den gleichen Stellen wie bei Leopard und Jaguar (Kopf, Hals, Schulter, Beine und Bauch); Rosettenflecken an den Körperseiten meist sehr stark aufgelöst, mit zu drei bis fünf sehr großen, runden Solidflecken aufgebrochenen Rändern; Hof der Rosetten in Körpergrundfarbe, ohne Innenflecken. Behaarung dicht, straff anliegend und ziemlich kurz, etwas verlängert nur am Bauch; Schwanz etwas stärker behaart und dadurch etwas dicker erscheinend.

<sup>27)</sup> Leider erst nach Drucklegung dieser Arbeit kam dem Verf. eine Notiz von Pocock (J. Bombay Nat. Hist. Soc. 22: 187—188, 1913) zur Kenntnis, in welcher das Fell eines Jungtieres möglicherweise des gleichen Wurfes beschrieben wird. Auch hier wird die gegenüber dem Leoparden fahler braune Rosettenzeichnung hervorgehoben.

b) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × *pardus melas* (schwarz) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69 und Rörig, 1903.)

In Farbe und Zeichnung mit obiger Beschreibung übereinstimmend (schwarze Rosettenflecken auf grauem Grund).

c) *Panthera pardus melas* (schwarz) ♂ × *onca* (normalfarben) ♀

(Nach Rörig, 1903.) (Mit obigem Fall identisch? Aus gleicher Menagerie! Nur Geschlechtsangabe irrtümlicherweise vertauscht?)

Von zwei Bastarden eines Wurfes einer normalfarben, im Farbton dem Jaguar nahekommend oder etwas dunkler; der andere schwarz, Rosetten wie bei schwarzen Leoparden oder Jaguaren bei bestimmtem Lichteinfall zu sehen.

4. *Panthera onca* ♂ × (*onca/pardus*) ♀

Rückkreuzung

a) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × (*onca/pardus* [einer davon schwarz]) (grau) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69.)

Zwei Junge eines Wurfes, davon eines normalfarben, das andere schwarz.

b) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × (*onca* [normalfarben] ♂ / *pardus melas* [schwarz] ♀) (grau) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69) (mit obigem Fall identisch?)

Zwei Junge eines Wurfes, davon eines normalfarben (Farbe des Jaguars), das andere in „Farbe der Mutter“ (in Angabe Unstimmigkeit, da gleichzeitig als „schwarz“ bezeichnet).

5. *Panthera leo* ♂ × (*leo* ♂ / *tigris* ♀) ♀

Rückkreuzung

(Nach Leyhausen, 1950; sowie eigener Untersuchung von Fell und Schädel.) (Taf. XXII, Fig. 80)

Etwas kleiner als eine normale Löwin (Rückkreuzungsbastard = weibliches Tier). Grundfarbe hell löwenmäßig. Zeichnung sehr blaß, im Sommerfell kaum zu erkennen, im Winterfell deutlicher; am deutlichsten an den Stellen (Schenkel, Bauch u. a.), an denen beim Löwen die Zeichnung am längsten persistiert. Zeichnung aus sehr großen (Durchmesser 6—9 cm), etwas quer gestreckten Rosettenflecken mit etwas der Grundfarbe gegenüber dunklerem Hof. Zahl der Flecken an der Flanke etwa: von Rücken bis Bauchmitte 5, zwischen Vorder- und Hinterschenkel 6. Beine gefleckt, am Hals z. T. längere Streifen. Da ♀, keine Aussage über Mähne möglich. Schwanzquaste nur wenig angedeutet, Endhaare des Schwanzes mit schwarzen Spitzen.

Körperbau: Beine niedrig; Rückenlinie bogig. Profil abgewinkelt, Nasenrücken wieder mit leichtem Aufwärtssknick.

**Schädel:** Wichtige Schädelmerkmale ganz löwenmäßig; Zahnmerkmale z. T. intermediär zwischen Löwe und Tiger, meist stärker leonin.

**Maße:** Gesamtlänge 336, Condylbasallänge 323, Basallänge 290, Jochbogenbreite 237, Temporalbreite 72, Unterkieferlänge 232 mm.

**Verhalten:** Flehmen löwenmäßig. Brüllen hell; Brüllen oft im Gehen, bei größter Intensität meist im Stehen, dabei leichte Mitarbeit der Rumpfmuskulatur; kein Nachstoßen.

6. *Panthera leo* ♂ × ([*leo* ♂ / *tigris* ♀] ♀ / *leo* ♂) ♀ (Taf. XXII, Fig. 81)

Rückkreuzung der zweiten Generation

(Nach Abbildungen von K e m n a, 1953.)

Jungtiere im Aussehen ganz wie junge Löwen.

7. *Panthera leo* ♂ × (*onca* ♂ / *pardus* ♀) ♀ (Taf. XXIII, Fig. 82)

Kreuzung eines Bastards mit einer dritten Art

(Beschreibung der Herkunft bei Guggisberg, 1960; nach einer Abbildung von Krumbiegel, 1952.)

Hochbeinig wie Löwe; leichte Rückenkrümmung wie bei Leopard oder Jaguar; Schwanz dünn, länger als bei Löwe oder Jaguar, dem Leoparden etwa entsprechend; Profil fast gerade, mit sehr schwachem Knick. Fellzeichnung mit der Löwe, Leopard oder Jaguar entsprechenden Verteilung von Solid- und Rosettenflecken; blaß; Rosetten groß, annähernd rund mit manchmal einem Innenfleck; Hof gegenüber der Grundfarbe nicht verdunkelt; Rosettenränder ähnlich wie beim Löwen oder auch Jaguar wenig bis mittelstark in 5—6 kleine Flecken aufgelöst; Fleckenzahl etwa (an der Flanke) 7 (von Bauch- bis Rückenmitte) × 6 (von Vorder- bis Hinterschenkel). Stirnzeichnung aus Solidflecken wie bei Leopard, Jaguar und Löwe; auf der Oberlippe am Mundwinkel schwarzer Fleck. Behaarung am Hals schwach verstärkt, sonst normal (Alter und Geschlecht unbekannt).

8. *Panthera pardus fusca* ♂ × *Puma concolor* (aus Argentinien) ♀

(Taf. XXIII, Fig. 83)

(Nach Beschreibung und Abbildung von Haltenorth [1936b], Abbildung von Krumbiegel [1953], sowie von Haltenorth dem Verfasser zur Verfügung gestellten Unterlagen.)

Ziemlich klein; KR = 120 cm, S = 60 cm. Grundfarbe pumafarben fahl; Rosettenflecken farblich etwas abgeschwächt, dunkel rotbraun. Aussehen der einzelnen Körperteile in verschiedener, wechselnder Weise den Elternarten entsprechend: Pfoten und Bauch leopardenartig, Rücken pumaartig, Körperseiten leopardenartiger, Schwanzende pumaartig, Schnauzenpartie leopardenartig, Fleck auf der Ohraußenseite (weiß bei Leopard, fehlend bei Puma) grau, von der Grundfarbe abgehoben. Rosettenflecken sehr groß, mit der Grundfarbe gegenüber etwas verdunkeltem Hof; Abstand der Rosetten voneinander gering, Grundfarbe dazwischen netzförmig; Auflösung der Rosettenränder gering, Ränder fast geschlossen; Rosettenzahl etwa der

des Puma entsprechend. Zum Verhalten sagt Rö r i g : „Das Tier ist etwas stumpfsinnig und streckt oft die Zunge heraus“.

#### 9. *Panthera pardus* × *tigris* ??

Hicks (nach Burton, R. G., 1933) erlegte in Indien eine Großkatze, die „unzweifelhaft ein Bastard zwischen Tiger und Leopard“ war, und beschreibt sie wie folgt: „Its head and neck were purely those of a panther, but with a body, shoulders, and neck-ruff unmistakably of a tiger, the black stripes being broad and long, though somewhat blurred and breaking off here and there into blurred rosettes, the stripes of the tiger being most predominant on the body“. Es handelte sich um ein altes ♂ von etwa 250 cm Gesamtlänge. Das Belegexemplar ist leider verschwunden.

#### b) Vererbung von Fellfärbung und -zeichnung

Von den verschiedenen Merkmalen der aufgeführten Pantherkatzen-Bastarde können zu einer genetischen Betrachtung vorerst nur die Merkmale herangezogen werden, die sich leicht auf Abbildungen der entsprechenden Tiere erkennen lassen oder aus Beschreibungen eindeutig hervorgehen. Eine Überprüfung anderer Merkmale kommt deshalb noch kaum in Betracht, weil die Untersuchung wegen der geringen Zahl der Bastarde nur zu kleinem Teil direkt auf Lebendbeobachtungen oder Fell- und Schädeluntersuchungen gegründet werden kann, in der Hauptsache jedoch auf Bildmaterial angewiesen ist, sowie auf Beschreibungen, die in den meisten Fällen nur die augenfälligsten Merkmale berücksichtigen. Wir müssen uns daher hier auf den Versuch beschränken, eine Vorstellung von der Vererbung von Merkmalen der Fellfärbung und -zeichnung zu erarbeiten.

Bei der Besprechung der morphologischen Merkmale der Pantherkatzen haben wir bereits für die Genetik aberranter Fellfärbungen Hinweise erhalten. Interessant im Hinblick auf die Vererbung des Melanismusfaktors erscheinen die beschriebenen Bastarde schwarzer Leoparden mit normalgefärbten Jaguaren oder umgekehrt (?). Diese Tiere waren, mit Ausnahme eines Wurfes von *Panthera pardus melas* (schwarz) ♂ × *Panthera onca* (normalfarben) ♀, durchgehend dunkel grau-bräunlich-oliv gefärbt, in der dem normalen Felidenfell zukommenden graduellen Abstufung der Farbtiefe vom Rücken bis zum Bauch, von fast schwarz bis zu fast weiß, in der Farbe sehr ähnlich der häufigsten Färbung des abessinischen *Panthera pardus adusta*, dessen dunkle Farbe sicher eine Zwischenstufe zwischen normalfarbenen Tieren und ganz schwarzen Tieren darstellt, wie sie bei dieser Leopardenunterart ebenfalls auftreten (P o c o c k, 1932).

Das Auftreten des Schwarzfaktors, der innerartlich bei Leopard oder Jaguar Schwarzfärbung zur Folge hat, wirkt sich also bei zwischenartlicher Kreuzung von Leopard und Jaguar nicht in gleicher Weise aus, sondern läßt eine intermediäre Ausprägung entstehen.

Leider sind wir über die Abstammung des oben genauer beschriebenen Bastards dieser Form sehr im unklaren. Fitzinger glaubt sicher sagen zu können, es handele sich um die Kreuzung eines schwarzen Jaguars mit einem normalfarbigen westafrikanischen Leoparden. Dagegen schreibt Brehm, der das gleiche Tier ebenfalls erwähnt, es handele sich um einen Bastard von Jaguar und schwarzem Sundapanther. Da bei den anderen bekannten Bastarden gleicher Fellfarbe der Leopard der schwarze Elternteil war, scheint letztere Annahme die wahrscheinlichere, da andernfalls die Erklärung gleich intermediärer Farbe auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen würde.

Die erwähnte Ausnahme von dieser grauen Farbe der  $F_1$ -Bastarde wird beschrieben als ein Wurf, in dem ein Junges normalfarben, das andere aber schwarz war (Rörig, 1903). Da diese Beschreibung oder besser Erwähnung aber sonst nichts aussagt und auch der Quelle nach unsicher erscheint, ist es durchaus möglich, daß es sich bei dem „schwarzen“ Exemplar wieder um ein mehr graues oder braungraues handelte, zumal im frühen Jugendzustand die Farben noch nicht so sicher ausgeprägt sind wie später. Auch schwarze Tiere erscheinen zunächst nur dunkelbraun. Im Falle einer grauen Färbung würde sich dieser Fall bei Annahme der Heterozygotie des schwarzen Leopardenelternteiles (wenn schwarz, wie zu vermuten, innerartlich dominant ist) ohne weiteres erklären lassen, da die beiden Jungen dann die beiden zu erwartenden Färbungsmöglichkeiten für diese Kreuzung verwirklicht hätten.

Weitere Aufklärung kann uns vielleicht das Studium von Rückkreuzungen dieser Bastarde mit einer der Elternarten gewähren. Leider sind die Angaben darüber, die in der Literatur zu finden sind, recht spärlich (Fitzinger, 1869 und Rörig, 1903). Bei einer Rückkreuzung des betreffs des schwarzen Elternteiles fraglichen Bastards von Jaguar und Leopard mit einem normalfarbenen Jaguar wurden zwei Junge erzielt, von denen eines normalfarben, das andere schwarz war. Für dieses „Schwarz“ ist jedoch die gleiche Vorsicht am Platze, die oben dargelegt wurde.

Bei einer anderen Rückkreuzung (oder etwa mit letzterer identisch?) eines Bastards von normalfarbenem Jaguar und schwarzem Leopard mit einem normalfarbenen Jaguar sind die Angaben ebenfalls sehr unsicher gefaßt (Fitzinger, 1869 und Rörig, 1903). Eines der beiden Jungen war wie im obigen Fall normalfarben, das andere wiederum dunkel, wobei angegeben wird, es sei schwarz gefärbt gewesen, wie die Mutter. Da letztere aber nicht schwarz, sondern nach etwas sichererer Angabe nur grau war (braungrau wie beschrieben), und unter Berücksichtigung des oben für schwärzliche Farben bei Jungtieren Gesagten, ist für das Junge eher auch braungraue Farbe anzunehmen.

Ein Urteil ist aus diesen wenigen und dazu sehr unsicheren Fällen vorläufig nicht zu gewinnen. Alles, was vorerst gesagt werden kann, ist, daß offensichtlich der Schwarzfaktor des Leoparden, wenn er mit dem Normalfarbfaktor des Jaguars zusammentrifft, seine normale innerartliche Wirkung verliert und aus dem Zusammenwirken, wobei eventuell auch plas-



genetische Vererbung eine Rolle spielen mag, eine in ähnlicher Weise intermediäre Färbung resultiert, wie sie beim Leoparden nur in der abessinischen Unterart auftritt, beim Jaguar erst vor kurzem in einem Exemplar bekannt wurde, das im Londoner Zoo von normalfarbenen Eltern geboren wurde und dessen Schwärzung mit zunehmendem Alter (noch in der Jugendzeit) abgenommen haben soll (D. Morris, schriftl. Mitt.). In diesem Merkmal zeigt sich jedenfalls bei der Kreuzung eine genetische Trennung der Arten Leopard und Jaguar, da bei beiden eine derartige Färbung durch Kreuzung normalfarbener und schwarzer Individuen nicht zu erzielen ist.

An anderen Pantherkatzen-Bastarden waren aberrante Fellfärbungen bei einer der Ausgangsarten noch nicht beteiligt. Allerdings kann generell die fahle Färbung des Löwen, wie auch die des Pumas, als hohe Flavismusstufe aufgefaßt werden, da im Jugendzustand das Löwenfell einen ganz ähnlichen Eindruck macht wie ein flavistisches Leopardenfell, bei dem die Flecken ebenfalls nur in dunkleren Schattierungen der Grundfarbe hervortreten. Auch könnte die schwarze Schwanzspitze (-quaste) als einziger schwarzer Teil bei hellbemähten Löwen und allen Löwinen darauf zurückgeführt werden, da auch bei flavistischen Leoparden und Tigern die Zeichnung am Schwanzende als einzige Stelle noch schwarz ist.

Diese fahle Löwenfarbe wirkt sich aus bei Bastarden mit dem Tiger, die gleichfalls flavistisch-rufinistischen Eindruck machen und durch das etwas dunklere Hervortreten der Zeichnung mehr der normalen Flavismusstufe bei Tiger oder Leopard entsprechen. Die Flecken und Streifen erscheinen bei diesen Individuen stark verblaßt, bzw. in dunklerem Ton der Grundfarbe angelegt, nicht aber schwarz, werden aber wiederum am äußersten Schwanzende dunkler bis gegen schwarz.

Bei Löwen-Leoparden-Bastarden ist das gleiche Phänomen zu finden. Die Tiere entsprechen in ihrer Färbung etwa der Beschreibung eines flavistischen Leoparden durch Van Ingen & Van Ingen (1941) und Fooks (1941). Wir dürfen daraus wohl den Schluß ziehen, daß normal flavistische Leoparden oder Tiger (vergl. Kap. B 1c) den Flavismusfaktor heterozygot besitzen, wie es bei den Bastarden der Fall sein muß, während dann die Fellfarbe des Löwen genetisch als homozygot flavistische Leopardenfarbe anzusehen wäre. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei der Kreuzung Leopard-Puma.

Auch für den zweiten hier zu behandelnden Punkt, die Fellzeichnung, haben wir bereits einen Fall ausführlich genetisch besprochen, nämlich bei der Aufklärung der Unterschiede zwischen Löwen- und Tigerzeichnung (Taf. IX, Fig. 33). Es zeigte sich dort, daß wir für die Ausbildung der Zeichnungselemente, d. h. der Rosettenflecken oder Tigerstreifen, zwei Hauptfaktoren voraussetzen können, nämlich die solchermaßen bezeichnete „Streckungstendenz“, den Faktor S, der die Form der Rosetten, und den Größen- oder Zahlfaktor G, der ihre Grundgröße, oder, besser ausgedrückt, ihre Zahl bestimmt. In diesem speziellen Fall sahen wir, daß die Faktoren SL und ST (L = Löwe, T = Tiger) bei ihrem Zusammentreffen eine intermediäre Ausbildung hervorrufen, vielleicht mit etwas größerer Dominanz

des Tigerfaktors. Eindeutige Dominanz des Tigerfaktors wurde deutlich bei G, d. h. GT ist in diesem Fall dominant über gL.

Letzteres trifft allerdings nicht für jeden Fall von Löwen-Tiger-Bastarden zu; je nach der Unterart des Tigers verschieden kann diese Dominanz schwächer sein, so daß die Flecken- bzw. Streifenzahl bis zu intermediär zwischen Löwe und Tiger werden kann. Ist dann bei der entsprechenden Tigerunterart, z. B. einem Bengaltiger, die Streckungswirkung von ST geringer, was einem der mittleren Stadien der Theorie zur Ableitung der Tigerstreifung (Taf. IX, Fig. 34) entspräche, dann können auch die Streifen des Bastards relativ kurz werden (am längsten sind sie bei Exemplaren, bei denen als Elternart ein Sumatra- oder Javatiger beteiligt war).

Das Aussehen der Bastardzeichnung ist infolge der intermediären Ausprägung jedoch dann vorauszusagen, wenn die Tiger- (und die Löwen-)unterart und somit das Aussehen der Elterntiere bekannt ist. Wenn sich auch letzten Endes die Zeichnungen verschiedener Löwen-Tiger-Bastarde so ziemlich voneinander unterscheiden können, sind sie doch demnach stets hauptsächlich auf die Wirkung dieser beiden Faktoren S und G zurückzuführen.

Die auffallende Erscheinung, daß bei manchen dieser Bastarde der vordere Teil der Flanke mehr gefleckt, der hintere mehr gestreift ist, findet darin ihre Erklärung, daß bei vielen Tigern die Streifung hinten an den Flanken und auf dem Oberschenkel am längsten ausgezogen ist, einem höheren Entwicklungsstadium (Fig. 34) der Tigerzeichnung entspricht (dort S also stärker wirkt), als die Streifung der vorderen oberarmnahen Region, in der die Streifen oft ganz fehlen.

Für die Fellzeichnung von Leopard-Löwen-Bastarden ist über die Vererbung des Faktors G nichts auszusagen, weil dieser bei Löwen und dem im untersuchten Fall bekannten Leopardenvater sich nicht deutlich unterscheidet (die Fleckenzahl beider ist annähernd gleich). Für S ergibt sich, daß die Bastardexemplare eine etwa intermediäre Ausprägung aufweisen, indem die Rosetten z. T. mehr denen des Leoparden entsprechen, andererseits aber auch löwenmäßig in die Länge gestreckt sind.

Von Leoparden-Jaguar-Bastarden liegt mir lediglich die farbige Zeichnung vor, die Fitzinger (1855) gab, als er dieses Tier noch ohne Wissen um seine wirkliche Herkunft unter dem Namen *Felis poliopardus* als neue Art beschrieb (Taf. XXII, Fig. 79). Danach sind die Rosetten als solche kaum zu erkennen, so stark sind sie in 3—5 runde große Solidflecken aufgelöst. Eine derartige Rosettenrandauflösung kommt beim Jaguar nie vor; beim Leoparden findet sich bei drei Unterarten eine solche Auflösung in 3—5 auffallend große runde Flecken, nämlich meist bei *P. pardus delacouri* aus Südchina und der hinterindischen Halbinsel, oft auch bei *P. pardus melas* aus Java, sowie in ähnlicher Weise oft bei *P. pardus leopardus* aus Westafrika. Da Fitzinger später sagt, daß der Leopardenelternanteil dieses Bastard ein westafrikanischer Leopard (*leopardus*) gewesen sei, Brehm aber einen Sundapanther (*delacouri* oder *melas*) dafür nominiert,

können wir ohne Bedenken annehmen, daß die Art der Ausbildung der Rosetten bei diesem Bastard, d. h. unsere Streckungstendenz S, vom Leoparden bestimmt war, dessen SP über sJ (P = Leopard, J = Jaguar) dominant ist, da es sich bei den fraglichen Elternunterarten gerade in jedem Fall um eine derjenigen handelt, die diese Form der Zeichnungsauflösung besitzen können.

Daß dennoch das Erscheinungsbild der Zeichnung so völlig anders als bei *P. pardus leopardus* oder *delacouri* oder *melas* ist, liegt lediglich daran, daß bei diesen Leopardformen die Rosetten meist klein bis sehr klein sind und in sehr großer Zahl vorkommen, während bei unserem Bastardexemplar die Zahl viel geringer ist und die Rosetten entsprechend sehr groß sind. Die Fleckenzahl ist die normale des Jaguars, so daß hier GJ als dominant über gP anzusehen ist. Wie wir schon bei Löwen-Tiger-Bastarden gesehen haben, ist also auch hier die eine geringere Fleckenzahl bewirkende Anlage G dominant über die die größere Zahl bestimmende, was natürlich rein zufällig sein kann. Jedenfalls sehen wir, daß auch für diese Zeichnung des Leopard-Jaguar-Bastards die Annahme nur zweier Hauptfaktoren, nämlich S und G, für die Erklärung von Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten durchaus genügt.

Die Fellzeichnung der Kreuzung eines Löwen mit einem Leopard-Jaguar-Bastard ist nur schwer zu beurteilen, da die Kenntnis vom Aussehen des als Elternform beteiligten Leopard-Jaguar-Bastards fehlt, bzw. gleichermaßen das Wissen um dessen Elternunterarten. Außerdem ist die Abbildung des Tieres selbst nur mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit, aber nicht absoluter Sicherheit diesem zuzuordnen (P o c c o c k, zit. nach G u g g i s - b e r g, 1960).

Wir können daher hier auch keine Aussage treffen über die Dominanzverhältnisse zwischen den Löwen-, Leopard- und Jaguarfaktoren. Die Gestalt der Rosetten läßt wohl deutlich einen Einfluß des Löwen erkennen, der andere beteiligte Faktor bleibt aber unsicher, so daß SJ und SP möglich sind. Im Erscheinungsbild ähneln die Rosetten stark denen der Leopons (Löwen-Leoparden-Bastarde). Über G ist gleichermaßen keine Entscheidung zu fällen, da die vorhandene Fleckenzahl sowohl der normalen des Jaguars als auch der Minimalzahl des Löwen und Leoparden entspricht.

Beim Leopard-Puma-Bastard ist GPu (Pu = Puma) dominant oder ziemlich dominant über gP; die Fleckenzahl ist etwa die des Pumas, die weit geringer als auch die Minimalzahl des Leoparden ist. Unsicher bleibt auch die Beziehung SPu—SP, da wir die Auswirkung von SPu nicht genau kennen. Die Flecken verschwinden im Jugendkleid des Pumas meistens zeitlich eher, als die Aufhellung der Solidflecken zu Rosetten stattgefunden hätte. Daß der Puma tatsächlich eigentlich Rosettenzeichnung besitzt und nicht Solidfleckung, wie z. B. L e y h a u s e n (1950) behauptet, geht aus einer Abbildung aus B r e h m s Tierleben (1915, Säugetiere 3, Tafel Raubtiere IV) hervor. Der dort fotografierte junge Puma zeigt bereits starke Mittelaufhellung der Flankenflecken und Zerfall ihrer Ränder in 3—5 große,

meist zusammenhängende Flecken. Blonk (1963) bildet einen adulten Puma ab, der noch recht deutlich die Fleckung erkennen läßt, ebenfalls mit schwacher Mittelaufhellung.

### Ergebnis des genetischen Vergleichs:

Aus der Möglichkeit einer Bastardierung können für eine Feinsystematik dieser Gruppe nur höchst mangelhafte Schlüsse gezogen werden, da selbst Kreuzung mit einem Angehörigen einer anderen Unterfamilie möglich ist und auch zu wenig Bastarde daraufhin studiert sind. Auf Grund des Luxurierens und der Allgemeinkonstitution der Bastarde und ihrer Rückkreuzungen scheint allerdings der Tiger mit dem Löwen nicht so nahe verwandt wie dieser mit Leopard und Jaguar.

Aufschluß über die Genetik von aberranten Fellfärbungen sowie der Fellzeichnungselemente ist bis jetzt nur in sehr beschränktem Maß zu gewinnen. Für die Fellzeichnung liegt die Vermutung nahe, daß Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten nur von zwei Hauptfaktoren abhängig sind.

## 5. Ergebnis von 1.—4.: Verwandtschaftsverhältnisse und phylogenetischer Zusammenhang

Die vorangegangenen Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der behandelten Arten an Hand von vielen Einzelmerkmalen sind nun in zusammenfassender Weise auszuwerten. Wir sahen, daß die Ergebnisse dieser Einzelmerkmale, soweit sie einigermaßen sichere Aussagen überhaupt zulassen, in allen Fällen größtmögliche Übereinstimmung zeigen. Ohne jegliche Schwierigkeit und ohne Widerspruch ergibt sich daraus der verwandtschaftliche Zusammenhang der Pantherkatzen in klarer Form:

Die Unterfamilie der *Pantherinae* zerfällt in zwei Gruppen, von denen die eine die Arten Löwe, Leopard, Jaguar und Tiger umfaßt, die andere dagegen nur von einer einzigen Art gebildet wird, nämlich dem Irbis. Die Abweichungen dieser beiden Gruppen voneinander erscheinen, wie schon in der Einleitung ausgeführt, zu stark, als daß sie in nur einer Gattung zusammengefaßt werden könnten, d. h., den beiden Gruppen kommt, wie schon zu Beginn festgestellt und wie auch bisher in der Literatur meist gehandhabt, Gattungsrang zu. Die *Pantherinae* umfassen somit die beiden Gattungen *Panthera* Oken, 1816 und *Uncia* Gray, 1854.

In phylogenetischer Sicht weist *Uncia* eindeutig die primitiveren, d. h. ursprünglicheren Merkmale auf, die eine direkte Annäherung an die *Felinae* bzw. deren Übergangsart zu den *Pantherinae*, den Nebelparder (*Neofelis*) deutlich werden lassen. Wir haben im Irbis eine Art zu sehen, die sehr früh vom Pantherinenzweig abspaltete und dann in langer Isolierung in relativ beschränktem Ausbreitungsgebiet die Sonderanpassungen an das

Leben in einer Hochgebirgsumwelt entwickelte, die wir heute an der Art *Uncia uncia* sehen.

Innerhalb der Gattung *Panthera* können wir wiederum eine Art den übrigen drei deutlich gegenüber stellen, nämlich den Tiger. Wir müssen ihm daher gegenüber Löwe, Leopard und Jaguar den Rang einer eigenen Kategorie, einer Untergattung — *Tigris* Oken, 1816 — zuerkennen. Wie der Irbis für die *Pantherinae* im ganzen, so ist der Tiger für die Gattung *Panthera* die Art, bei der die meisten ursprünglichen Züge der Gruppe erhalten blieben, ohne daß hier beim Tiger besonders viele Neuanpassungen entwickelt worden wären. Augenfällige Neuerwerbungen sind z. B. Größe und Fellzeichnung.

Außerordentlich eng miteinander verwandt sind die restlichen drei Arten. Wir dürfen uns dabei vom äußeren Erscheinungsbild nicht täuschen lassen, das den Löwen auf den ersten Blick als eigenständig erscheinen läßt und das dazu geführt hat, daß dem Löwen allgemein Untergattungsrang zuerkannt wurde, wenn nicht sogar, wie bei vielen Autoren, Gattungsrang, oder letztlich auch eine allen anderen Katzen gegenüberstehende Stellung (B r e h m, 1829). Eine wirklich begründete Systematik darf jedoch nicht in sinnlose Aufsplitterung ausarten und Arten lediglich wegen eines sekundär stark geänderten Habitus, der ohnehin ersichtlich ist, Gattungsrang zuweisen, sondern soll in deutlicher Weise tatsächliche Verwandtschaftsverhältnisse aufzeigen (Vergl. dazu auch S i m p s o n, 1945).

Aus diesem Grund sind wir in keiner Weise berechtigt, dem Löwen innerhalb der Gattung *Panthera* eigenen Untergattungsrang zuzuerkennen, sondern müssen ihn mit den Arten Leopard und Jaguar in einer Untergattung — *Panthera* Oken, 1816 —, die der Untergattung *Tigris* gegenübersteht, zusammenfassen.

Von diesen drei Arten zeigt der Jaguar noch die stärkste Annäherung an den Tiger, wobei die ursprünglichen Merkmale ohne besondere Umformung direkt erhalten blieben. Phylogenetisch gesehen zweigte also der Jaguar vom Stamm der Untergattung *Panthera* am frühesten ab.

Am reinsten, d. h. mit den wenigsten Sonderanpassungen versehen, hat sich der Leopard seit seiner artlichen Isolierung in seinen Merkmalen erhalten, so daß er in den meisten Punkten dem Bild entspricht, das wir uns von der Stammform dieser Untergattung zu machen haben.

Obwohl die letzte Art, der Löwe, als erst relativ spät vom Leopardenzweig abgespalten anzusehen ist, hat sie doch im Gegensatz zu den anderen Arten in Anpassung an eine offene, trockene Landschaft, also an eine Savannen-Steppen-Umwelt eine große Anzahl kennzeichnender Sondermerkmale entwickelt. Der Hauptfaktor dafür dürfte in dem erst in dieser Umwelt in größerem Maße wirklich möglichen Übergang zum geselligen Leben zu suchen sein, auf den viele Verhaltenseigentümlichkeiten des Löwen, wie wir gesehen haben, zurückzuführen sind, mit dem aber auch morphologische Merkmale zusammenhängen dürften, wie ich es für die Mähne des Löwen bereits früher (H e m m e r, 1962) gezeigt habe.

Der phylogenetische Zusammenhang, wie er sich so aus den vergleichenden Untersuchungen ergibt, ist auf Taf. XXIV, Fig. 84, schematisch dargestellt; dabei sind die Stellen einzelner Evolutionsstufen, die auf den Evolutionstafeln der Einzelmerkmale aufgezeigt sind, gekennzeichnet. Weitere Kennzeichen der Stammarten dieser Stellen, die bildlich nicht derartig dargestellt wurden, sind aus den Beschreibungen der Einzelmerkmale und den dortigen Bemerkungen über die Ursprünglichkeit und dergl. zu entnehmen.

Die Längen der einzelnen Zweige und die Abstände der Abzweigungen sind willkürlich derart gewählt, die systematische Stellung am einfachsten zu veranschaulichen. Ihre jeweils tatsächlich richtige Länge, d. h. die Koordination des Stammbaumes mit den absoluten geologischen Zeiten, in denen die Evolution der *Pantherinae* vonstatten ging, herauszuarbeiten, wird Aufgabe der folgenden Teile dieser Arbeit sein, in denen die Entstehungsgebiete und -zeiten für die rezenten Arten mittels einer Revision der rezenten und fossilen Unterarten geklärt, sowie die fossilen Arten an den Stammbaum angegliedert werden sollen.

### Zusammenfassung:

Unter Berücksichtigung einer großen Zahl morphologischer, physiologischer, ethologischer und genetischer Merkmale wurde das Verwandtschaftsverhältnis der rezenten Arten der *Pantherinae* untersucht und folgende Systematik für diese Unterfamilie erarbeitet: (Der sich dabei ergebende phylogenetische Zusammenhang wurde schematisch auf Taf. XXIV, Fig. 84 dargestellt)

- |              |  |
|--------------|--|
| Subfamilia:  | <i>Pantherinae</i> Pocock, 1917                    |
| 1. Genus:    | <i>Uncia</i> Gray, 1854                            |
| 1. Species:  | <i>Uncia uncia</i> (Schreber, 1775)                |
| 2. Genus:    | <i>Panthera</i> Oken, 1816                         |
| 1. Subgenus: | <i>Tigris</i> Oken, 1816                           |
| 1. Species:  | <i>Panthera (Tigris) tigris</i> (Linnaeus, 1758)   |
| 2. Subgenus: | <i>Panthera</i> Oken, 1816                         |
| 2. Species:  | <i>Panthera (Panthera) onca</i> (Linnaeus, 1758)   |
| 3. Species:  | <i>Panthera (Panthera) pardus</i> (Linnaeus, 1758) |
| 4. Species:  | <i>Panthera (Panthera) leo</i> (Linnaeus, 1758)    |

## Schrifttum

- Abramov, V.: K biologii amurskogo tигра *Panthera tigris longipilis* Fitzinger, 1868. (A contribution to the biology of the Amur-Tiger.) Vestnik československé společnosti Zoologické, Prag, **26**, 2, 189—202, 1962.
- Adams, D.: Experimental Studies of Adaptive Behaviour in Cats. Comp. Psychol. Monogr., Baltimore, **6**, 1, (Ser. No. 27), 1929.
- Adamson, J.: Frei geboren — Eine Löwin in zwei Welten. Hoffmann u. Campe-Verlag, Hamburg, 1960.
- — : Die Löwin Elsa und ihre Jungen. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin, 1962.
- — : Für immer frei. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin, 1964.
- Akaki, K.: On the „Mähnenwirbel“ of the Leopons. Dobutsuen-Suizokukanshi (Z. f. Zool. Gärten u. Aquarien) **4**, 96—99 (Japanisch).
- Ali, S.: Black Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 4, 1927.
- Ali Khan, I.: Association between a Leopard and a Tigress. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 155—156, 1936.
- — : Method adopted by Leopards in hunting Monkeys. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **40**, 555—557, 1938.
- Allen, G.: The Mammals of China and Mongolia. Nat. Hist. Central Asia, **11**, 1, 1 bis 620. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 1938.
- — : A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College, Cambridge, **83**, 1—763, 1939.
- Allen, J.: Mammals collected on the Roosevelt Brazilian Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **35**, 559—610, 1916.
- — : Severtzows Classification of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **41**, 1919.
- — : Carnivora collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **47**, 73—280, 1924.
- Anderson, K.: Herrscher der Dschungel. Verlag Paul Parey, Hamburg/Berlin, 1955.
- — : Dschungeljäger. Verlag Paul Parey, Hamburg/Berlin, 1957.
- Anderson, R. & Editors J. Bombay Nat. Hist. Soc.: Tigers and Elephants. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1926.
- Anonymus: A White Tigress in Orissa. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **19**, 744, 1909.
- Antonius, O.: Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. f. Tierpsych., Berlin, **3**, 263—278, 1939.
- — : Nachtrag zu „Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren“. Z. f. Tierpsych., Berlin, **5**, 38—42, 1943.
- Arsenjew, W.: Durch die Urwälder des fernen Ostens. Sachsenverlag, Dresden, 1951.
- Badoux, D.: Fossil Mammals from two Fissure Deposits at Punung (Java). Diss. Univ. Utrecht, Utrecht, 1959.
- — : Some Remarks on Size-Trends in Mammalian Evolution of the Holocene in Sumatra, with some additional Notes on the Sampung Fauna from Java. Säugetierkundl. Mitt. München, **12**, 1—12, 1964.
- Bährens, D.: Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden. Z. f. Säugetierk., Hamburg-Berlin, **26**, 154—157, 1961.
- Bahadur, R.: Black Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **43**, 512, 1942.
- Baikov, N.: Mantschurskij Tigr. Obschtschestwo Isutschenija mantschurskogo kraja, Sekzija Estestvosnauja, 1—18, Charbin, 1925.
- Ball, V.: Observations on Lion-breeding in the Gardens of the Royal Zoological Society of Ireland. Transact. Royal Irish Acad. Sci., Dublin, **28**, 723—758, 1886.
- Bates, R.: Monkeys and Panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **53**, 254—255, 1955.

- Beadon, W.: The „Sambhur“ Call of Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 2, 1926.
- Bekker, E.: Der Stachel des Löwen an dessen Schweifende. Darmstadt, 1855.
- Bemmelen, I. van: Farbenzeichnung der Säugetiere. Zool. Anz., Leipzig, 5. Suppl.-bd. (Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Utrecht 1931), 236—252, 1931.
- Biddulph, C.: Young Elephant killed by a Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 387—388, 1937.
- Blackburn, H.: A Bull Gaur (*B. gaurus*) and a Tigress fight to Death. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **37**, 950—951, 1935.
- Blainville, M. H. M. Ducrotay de: Ostéographie des Mammifères..., Paris, 1839 bis 1864.
- Blanford, W.: The Fauna of British India. Mammalia. Taylor & Francis, London, 1888—91.
- Blonk, H.: Wilde Katten. Thieme & Cie., Zutphen, 1964.
- Boetticher, H. v.: Ein weißer Tiger. Z. f. Säugetierk., Berlin, **7**, 258, 1932.
- — : Über „Somatolyse“, insbesondere bei Zebras. Z. f. Säugetierk., Berlin, **16**, 264 bis 270, 1941.
- Bombay Nat. Hist. Soc., Editors v. Journ.: The man-eaters of Tsavo. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 424—425, 1929.
- Bombay Nat. Hist. Soc.: The Wild Animals of the Indian Empire and the Problem of their Preservation. Part III., Carnivora. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **37**, 112—161, 1935.
- Brehm : Der Löwe keine Katze. Isis, Leipzig, 636—639, 1829.
- Brehm, A.: Die Säugethiere, 1. Bd. Brehms Thierleben, 1. Abt., Bibliogr. Inst., Leipzig-Wien, 1883.
- — : Tierleben. Herausgegeben v. O. zur Strassen. Säugetiere, 3. Bd., bearbeitet von H. Heck und M. Hilzheimer, Bibliogr. Inst., Leipzig-Wien, 1915.
- Broom, R.: Notes on the Milk Dentition of the Lion, Leopard and Cheetah. Ann. Transvaal Mus., Cambridge, **21**, 2, 1949.
- Burgess, H.: Early Days in Malaya. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 241 bis 257, 1935.
- Burmeister, H.: Description physique de la République Argentine. T. 3, Animaux vertébrés, P. 1, Buenos-Ayres, 1879.
- Burton, R. G.: Some Nature Notes. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **19**, 399—409, 1909.
- — : About Tigers and Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- — : Old Deccan Days — My Tiger-Hunting Journal in 1899. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 4, 1932.
- — : The Book of the Tiger. London, 1933.
- Burton, R. W.: Jungle Tragedies. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- — : Cannibalism in Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 1931.
- — : Unrecorded Sounds made by the Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **52**, 915, 1955.
- Burton, W.: Exhibition of some melanistic and black Leopard skins. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- McCabe, R.: The Scream of the Mountain Lion. J. Mammalogy, Baltimore, **30**, 3, 305—306, 1949.
- Cahalane, V.: King of Cats and His Court. Nat. Geographic Magazine, Washington, **83**, 217—259, 1943.
- Cantor, T.: Catalogue of Mammalia inhabiting the Malayan Peninsula and Islands. J. Asiatic Soc. Bengal, Calcutta, **15**, 171—203, 241—279, 1846.
- Carlisle, G.: Eleven weeks in a lion pasture. Nat. Hist., New York, **29**, 169—180, 1929.
- Carr, N.: Return to the Wild, Collins, London, 1962.



- Christopher, S.: Tiger smoked to Death in a Cave. J. Bombay Nat. Hist. Soc. Madras, **39**, 385—386, 1937 a.
- — : Tiger Lore in Burma. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 386, 1937 b.
- Chubb, E.: Exhibition of the skins and skulls of two foetal Lions. Proc. Zool. Soc. London, 1909.
- Cooper, J.: An Exploratory Study on African Lions. Comp. Psychol. Monographs, Baltimore, **17**, 7, Ser. No. 91, 1942.
- Corbett, J.: Menschenfresser. — Erlebnisse eines Tigerjägers. Orell Füssli-Verlag, Zürich, 1949.
- — : Der Tempeltiger. Orell Füssli-Verlag, Zürich, 1955.
- Cowie, M.: Meine Freunde die Löwen. Berlin, 1964.
- Cuvier, G.: Recherches sur les espèces vivantes de grands Chats pour servir de preuves et d'éclaircissements au chapitre sur les Carnassiers fossiles. Ann. Mus. d'Hist. Nat. Paris, **14**, 136—164, 1809.
- Daly, M.: Decoying Tiger by Sound. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 696—697, 1929.
- Davids, D.: Allometric Relationships in Lion vs. Domestic Cats. Evolution, Lawrence, **16**, 505—514, 1962.
- Delsman, H.: Dierenleven in Indonesië. N. V. Uitgewerij W. Van Hoeve, S-Gravenhage-Bandung, 1951.
- Diekmann, E.: Der Kehlkopf des Löwen mit besonderer Berücksichtigung seiner Geschlechtsunterschiede. Z. f. Anat. u. Entw. gesch., Berlin, **98**, 1932.
- Doerries, F.: Meine Begegnung mit Tigern in Ost-Sibirien. Carl Hagenbecks illustrierte Tier- und Menschenwelt. Hamburg, **2**, 7, 1927/28.
- Donald, C.: The Breeding Habits of the Panther (*Felis pardus*). J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 3, 1926.
- Dücker, G.: Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. Zool. Beiträge, N. F., Berlin, **3**, 25—99, 1957.
- Elera, R. P. F. Casto de: Catálogo sistemático de toda la Fauna de Filipinas. I., Vertebrados. Manila, 1893.
- Ellermann, I. & T. Morrison-Scott: Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. Brit. Mus. Nat. Hist., London, 1951.
- Encke, W.: Bericht über Geburt und Aufzucht von Geparden, *Acinonyx jubatus* (Schreb.) im Krefelder Tierpark. D. Zool. Garten (NF), Leipzig **27**, 177—181, 1963.
- Ewer, R.: The Behaviour of the Meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). Z. f. Tierpsych., Hamburg-Berlin, **20**, 570—607, 1963.
- Fiedler, W.: Beobachtungen zum Markierungsverhalten einiger Säugetiere. Z. f. Säugetierk., Berlin, **22**, 57—76, 1957.
- Fitzinger, L.: Über eine neue Katzen-Art (*Felis poliopardus*). Sitz. ber. d. kais. Akad. d. Wiss., Math.-Nat. Classe, Wien, **17**, 295—298, 1855.
- — : Revision der zur natürlichen Familie der Katzen (*Feles*) gehörigen Formen. Sitz. ber. kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Classe, Wien, **58**, 1. Abth., 1868 und **59**, 1. Abth., 1869.
- Flower, S.: On the Mammalia of Siam and the Malay Peninsula. Proc. Zool. Soc., London, 306—379, 1900.
- Fooks, H.: A Pale Colour Form of the Panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **42**, 435—436, 1941.
- Forbes, R.: Care and Early Behavioral Development of a Lion Cub. J. Mammalogy, Lawrence, **44**, 110—111, 1963.
- Gee, E.: A Lion and his Prey. Oryx, London, **3**, 186—187, 1956.
- — : Albinism and Partial Albinism in Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **56**, 3, 1959.
- Goldman, E. & Nelson, E.: Revision of the Jaguars. J. Mammalogy, Baltimore, **14**, 221—240, 1933.

- Goodwin, G.: Mammals collected in the Maritime Province of Siberia by the Morzen-Graves North Asiatic Expedition, with the Description of a new Hare from the Amur River. Amer. Mus. Novit., New York, Nr. 681, 1—18, 1933.
- — : Lions — the proud, big Cats. Animal Kingdom, New York, 56, 119—125, 1953.
- Gray, J.: Notes on the Skulls of the Cats (Felidae). Proc. Zool. Soc., London, 258 bis 277, 1867 a.
- — : Notes on certain species of Cats in the Collection of the British Museum. Proc. Zool. Soc., London, 1867 b.
- Gray, A.: Mammalian Hybrids. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, 1954.
- Grimm, H.: Schlafstellung und Umgebungstemperatur bei der Hauskatze, *Felis catus* L. Zool. Garten, NF., Leipzig, 22, 1955.
- Grzimek, B. & M.: Serengeti darf nicht sterben. Ullstein-Verlag, Berlin, 1959.
- Grzimek, B.: Attrappenversuche mit Zebras und Löwen in der Serengeti. Z. f. Tierpsych., Berlin, 17, Hamburg, 351—357, 1960.
- Günther, A.: Note on a supposed Melanotic Variety of the Leopard, from South Africa. Proc. Zool. Soc., London, 243—245, 1885.
- Guggisberg, C.: Simba — Eine Löwenmonographie, Hallwag-Verlag, Bern-Stuttgart, 1960.
- Haas, G.: 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. Säugetierk. Mitt., Stuttgart, 6, 113—117, 1958.
- Hall, I.: Shooting Notes for Central Provinces. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 39, 1, 104—115, 1936.
- Haltenorth, T.: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander. Z. f. Säugetierk., Berlin, 11, 32—105, und 12, 97—240, 1936 und 1937.
- — : Ein Leopard-Puma-Bastard. Z. f. Säugetierk., Berlin, 11, 349—352, 1936 b.
- — : Die Wildkatzen der alten Welt. Eine Übersicht über die Untergattung *Felis*. Akad. Verlagsgesellsch. Geest & Portig K. G., Leipzig, 1953.
- — : Die Wildkatze. Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg, 1957.
- — & Trensse, W.: Das Großwild der Erde und seine Trophäen. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 1956.
- Hauxwell, T.: Possible occurrence of a black tiger (*Felis tigris*). J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 22, 788—789, 1914.
- Hearsey, L.: Tiger killing swamp Deer or Gond (*Rucervus duvaucelli*). J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 35, 4, 1932.
- Heberer, G.: Theorie der additiven Typogenese. In Heberer, Die Evolution der Organismen. G. Fischer-Verlag, Stuttgart, 2, 857—914, 1957.
- Heck, H.: Bastarde. Kosmos, Stuttgart, 29, 1932.
- Hediger, H.: Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. F. Reinhardt-Verlag, Basel, 1961.
- Hemmer, H.: Einiges über die Entstehung der Mähne des Löwen (*Panthera leo*). Säugetierkundl. Mitt., München, 10, 109—111, 1962.
- — : Untersuchungen über das Aussehen des altägyptischen Löwen — *Panthera leonubica* (Blainville 1843) und seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den benachbarten Löwenunterarten. Säugetierkundl. Mitt., München, 11, 117—128, 1963.
- — : Zur systematischen Stellung des Nebelparders, *Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821). Säugetierkundl. Mitt., München, 12, 13—17, 1964 a.
- — : Strukturveränderungen am Schädel eines Leoparden, *Panthera pardus*, infolge Unterkieferbruchs. Säugetierkundl. Mitt., München, 12, 52—55, 1964 b.
- — : Studien zur Ethologie des Nebelparders — *Neofelis nebulosa* (Griffith 1821). Diplomarbeit aus dem 1. Zool. Inst. d. Univ. Mainz, unveröffentlicht.
- — : Psychische Korrelate der Pigmentation bei Feliden. Homo, Göttingen, 16, 44 bis 48, 1965.

- — : Mitteilung zum Backzahnwechsel der Hauskatze (*Felis catus*). Zool. Garten, N. F., Leipzig, **32**, 323—327, 1966.
- — & Koenigswald, G. von: Fossile Nebelparder (*Neofelis*) aus dem Pleistozän Südschinas und Javas. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, Ser. B, **67**, 1—16, 1964.
- Herre, W.: Artkreuzungen bei Säugetieren. *Biologia generalis*, Wien-Leipzig, **12**, 1937.
- Herskovitz, P.: Status of Names credited to Oken, 1816. J. Mammalogy, Baltimore, **30**, 289—301, 1949.
- Hesse, E.: Bemerkungen zur Biologie einiger Säugetiere. Z. f. Säugetierk., Berlin, **1**, 47—58, 1926.
- Hoier, R.: Les Lions au Parc National Albert. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congo-laises), Léopoldville, **20**, 13—20, 1953.
- — : Le Léopard dans le Parc National Albert. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congo-laises), Léopoldville, **28**, 471—474, 1954.
- Hollister, N.: Some effects of environment and habit on captive Lions. Proc. US Nat. Mus., Washington, **53**, 1917.
- — : East African Mammals in the United States National Museum. Part I, Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. Smithsonian Institution, US Nat. Mus. Bull., Washington, **99**, 1—194, 1918.
- Hopwood, A.: Contributions to the Study of some African Mammals. VI. Notes on the interior of the skull in Lion, Leopard, and Cheetah. J. Linnean Soc. London, Zoology, London, **41**, 369—376, 1947.
- Howell, A.: Pathologic Skulls of Captive Lions. J. Mammalogy, Baltimore, **6**, 163 bis 168, 1925.
- Hussel, L.: Das Schnurren der Hauskatze. *Urania*, Leipzig, **19**, 1, 1956.
- Ihering, H. v.: Systematik, Verbreitung und Geschichte der südamerikanischen Raubtiere. Archiv f. Naturgesch., Berlin, **76**, 1910.
- Ismail, M.: Possible Function of the Tiger's Whiskers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **57**, 1, 1960 a.
- — : In Defence of the Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **57**, 2, 1960 b.
- Jacobson, E.: Notes on some Mammals from Sumatra. J. Federated Malay States Mus., Singapore, **10**, 235—240, 1920.
- Jobaert, A.: Le Lion. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises), Léopoldville, **25**, 311—234, 1954.
- Johnson, M.: Das Löwenbuch, Brockhaus-Verlag, Leipzig, 1931.
- Jones, S.: Color Variations in Wild Animals. J. Mammalogy, Baltimore, **4**, 172—177, 1923.
- Kabitzsch, J.-F.: Die Verwandtschaft von Löwen und Tiger, dargestellt in ihrem Gebiß unter Berücksichtigung der Gebisse von Jaguar und den zwei pleistozänen Großkatzen *Felis spelaea* und *Felis atrox*. Säugetierkundl. Mitt., Stuttgart, **8**, 103—140, 1960.
- Kadambi, K.: The South Indian Panther — *Panthera pardus fusca*. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **51**, 721—724, 1953.
- Kaplanov, A.: Tigr — Isjubrj — los. Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, NS, Otdel zoologitscheskij, Moskwa, **14**, 29, 1948.
- Kemna, A.: Über eine Rückkreuzung eines Löwen-Tiger-Bastards mit einem Löwen in der zweiten Generation und tierärztliche Beobachtungen bei der Aufzucht der empfindlichen Jungtiere. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **20**, 2/3, 1953.
- Kretzoi, N.: Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. X. Congrès international de Zoologie à Budapest 1927, Budapest, **2**, 1293—1353, 1929 a.
- — : Felida-Tanulmányok (Feliden-Studien). Budapest, 1929 b.
- Krumbiegel, I.: Die Schneeleoparden (*Felis uncia* Schreb.) des Dresdner Zoologischen Gartens. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **9**, 1/2, 1937.
- — : Der Löwe. Neue Brehm-Bücherei, Geest & Portig K.G., Leipzig, 1952.

- — : Biologie der Säugetiere, 2 Bde., Agis-Verlag, Krefeld, 1953—1955.
- Kumar, S.: Strange Behaviour of Monkeys in the presence of a Panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc. Bombay, **52**, 913—914, 1955.
- Ladiges, W.: Durch Dschungel und Urwald. Braunschweig, 1951.
- Leyhausen, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. f. Tierpsych. Berlin-Hamburg, **7**, 46—83, 1950.
- — : Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **10**, 77—91, 1953.
- — : Über die Beziehung der Katze zum Beutetier. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1952 in Freiburg, Zool. Anz., Leipzig, **17**, Suppl., 1953.
- — : Verhaltensstudien an Katzen. Paul-Parey-Verlag, Berlin, 1956 a.
- — : Das Verhalten der Katzen. Handbuch d. Zoologie, 8. Bd., 7. Lfg., 10 (21), Verlag Walter de Gruyter & Co., Berlin, 1956 b.
- — : Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. Säugetierkundl. Mitt. Stuttgart, **4**, 123—125, 1956 c.
- — : Domestikationsbedingte Verhaltenseigentümlichkeiten der Hauskatze. Z. Tierzucht u. Züchtungsbiologie, Hamburg-Berlin, **77**, 191—197, 1962.
- — : Über südamerikanische Pardelkatzen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **20**, 627—640, 1963.
- Lindemann, W.: Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **7**, 217—246, 1950.
- — : Über die Jugendentwicklung beim Luchs (*Lynx l. lynx* Kerr.) und bei der Wildkatze (*Felis s. silvestris* Schreb.). Behaviour, Leiden, **8**, 1—46, 1955.
- — : & Rieck, W.: Beobachtungen bei der Aufzucht von Wildkatzen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **10**, 92—119, 1953.
- Linnaeus, C.: Systema Naturae, T. 1, Ed. 10, Holmae, 1758. Photonachdruck, Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1956.
- Lönnerberg, E.: Mammals collected by the Swedish Zoological Expedition to British East Africa 1911. Kungl. Svenska Vetenskaps. Handlingar, Uppsala, **48**, 5, 1912.
- — : Notes on some Cats from Eastern Asia with description of a New Subgenus. Arkiv för Zoologi, Stockholm, **18**, A, 2, 1—22, 1926.
- Lorenz, K.: Psychologie und Stammesgeschichte. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 131—174, 1954.
- Loukashkin, A. S.: The Manchurian Tiger. China Journal, Schanghai, **28**, 127—133, 1938.
- Loveridge, A.: Notes on East African Mammals collected 1920—1923. Proc. Zool. Soc. London, 1923.
- Ludwig, W.: Die Selektionstheorie. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 662—712, 1954.
- Lüers, H. & H. Ulrich: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 552 bis 661, 1954.
- Lydekker, R.: Exhibition of, and Remarks upon, an abnormally marked Leopard-skin from the Deccan. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- Macdonald, A.: Strange Behaviour of a Tigress. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 1, 1930.
- Makino, S. & S. Tateishi: A comparison of the chromosomes in the lion, chinese leopard cat and house cat. J. Morphology, Philadelphia, **90**, 93—102, 1952.
- Marshall, G.: Measurements of Tigers in the Naga Hills, Assam. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 615, 1937.
- — : Leopards from the Vicinity of Naga Hills. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **40**, 739, 1939.
- Matthew, W.: The Phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **28**, 289—316, 1910.

- Mazak, V.: A Note on the Lion's Mane. Z. f. Säugetierk., Hamburg/Berlin, **29**, 124 bis 127, 1964.
- Milroy, A.: Tigers and Elephants. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **32**, 1927.
- Mivart, S.: The Cat. John-Murray-Verlag, London, 1881.
- Monteath, I.: Curious Companionship between Panther and Wild Boar. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 157—158, 1936.
- Morris, R.: Tigers 'pooking'. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 1928.
- : The sense of smell in Indian Felidae. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 695, 1929.
- : A Tale of five Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 2, 1931 a.
- : A Panther's strange Behaviour. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 2, 1931 b.
- : Panthers feeding on Tiger 'kills'. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **36**, 3, 1933.
- : Tigers killing solitary Bull Bison (*Bibos gaurus*). J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 179, 1935.
- : Tiger versus Bison. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 609, 1936.
- : Two wary Tigers and two others. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 610 bis 614, 1937.
- : Unusual Behaviour of Panthers and Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **42**, 655—656, 1941.
- : How do the larger Felines secure nimble Prey? J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **51**, 493, 1953 a.
- : Unrecorded Sounds made by Tiger and Wild Dog. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **51**, 494—495, 1953 b.
- Mosse, A.: The panther as I have known him. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 2—4, 1930/31.
- Narayan, V.: A Comment on 'Tigers and Elephants' and notes on Tigers and Buffaloes. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 4, 1927.
- Novikov, G.: Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR (Übersetzung aus dem Russischen). Israel Programm for Scientific Translations, Jerusalem, 1962.
- Ognev, S.: Mammals of USSR and adjacent Countries. 3, Carnivora (Übersetzung aus dem Russischen, Moskau-Leningrad 1935). Israel Programm für Scientific Translations, Jerusalem, 1962.
- Oken, L.: Lehrbuch der Naturgeschichte. 3. Theil, Zoologie, 2. Abth., Fleischthiere. Leipzig, 1816.
- Owen, R.: On the Distinguishing Peculiarities of the Crania of the Lion and Tiger. Proc. Zool. Soc. London, **2**, 1—2, 1834.
- : On the Anatomy of the Cheetah, *Felis jubata*, Schreb. Transact. Zool. Soc. London, London, **1**, 129—136, 1835.
- Pei, W. C.: On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. Palaeontologia Sinica, Peking, Ser. C, **8**, 1, 1934.
- Petzsch, H.: Ein weißer Tiger. Z. f. Säugetierk., Berlin, **8**, 280, 1933.
- Phythian-Adams, E.: Tiger „Pooking“. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **43**, 517, 1942.
- Pienaar, U. de V.: The large Mammals of the Kruger National Park. — Their Distribution and Present-Day Status. Koedoe, Pretoria, **6**, 1—37, 1963.
- Pillai, Subhiah B.: A Tiger's unorthodox Method of Commencing its Meal. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **56**, 2, 1959.
- Ping, C.: On the Skeleton of *Felis tigris*. Contrib. Biol. Laboratory Sci. Soc. China, Nanking, **2**, 1, 1926.
- Pizey, R. M.: Black Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **36**, 1, 1932.
- Pocock, R.: The Significance of the Pattern of the Cubs of Lions (*Felis leo*) and of Pumas (*Felis concolor*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, Ser. 7, **20**, 436—445, 1907.

- — : Exhibition of photographs of a Sumatran Tiger, and Remarks upon this animal and upon other Tigers living in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- — : On the Skulls of Leopards. Proc. Zool. Soc. London, 204—209, 1909.
- — : On the Hyoid Apparatus of the Lion (*F. leo*) and Related Species of Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 104, 1916 a.
- — : Some Dental and Cranial Variations in the Scotch Wild Cat (*Felis silvestris*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 105, 1916 b.
- — : On the Toothchange, Cranial Characters, and Classification of the Snow-Leopard or Ounce (*Felis uncia*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 105, 303—316, 1916 c.
- — : The Structure of the Auditory Bulla in existing Species of Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 106, 1916 d.
- — : On some of the Cranial and External Characters of the Hunting Leopard or Cheetah (*Acinonyx jubatus*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 107, 1916 e.
- — : On the External Characters of the Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **19**, 109, 1917 a.
- — : The Classification of existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **20**, 119, 329—350, 1917 b.
- — : Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 505—541, 1929.
- — : The Panthers and Ounces of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 64 bis 82, 307—336, 1930.
- — : The Lions of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 638—665, 1930.
- — : The Leopards of Africa. Proc. Zool. Soc., London, **2**, 543—591, 1932.
- — : Exhibition of the skins of two interesting varieties of Leopard. Proc. Zool. Soc. London, 733—735, 1935 a
- — : Exhibition of the skull of a lion-tiger hybrid. Proc. Zool. Soc. London, 736—740, London, 1935 b.
- — : The Races of Jaguar (*Panthera onca*). Novit. Zoologicae, Tring, **41**, 406—422, 1939.
- Prater, S.: Black Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 381—382, 1937.
- Reed, T.: „Mohini“, the white Tiger in the National Zoological Park Washington. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **27**, 126—127, 1963.
- Reinig, W.: Elimination und Selektion. G. Fischer-Verlag, Jena, 1938.
- Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Encke-Verlag, Stuttgart, 1947.
- — : Die phylogenetische Abwandlung der Ontogenese. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G. Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 103—130, 1954.
- Rice, H.: Cannibalism amongst Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- Ridley, H.: The Mammals of the Malay Peninsula. P. 2. Natural Science, London, **6**, 89—96, 1895.
- Roberts, A.: The Mammals of South Africa. „Mamm. South Africa“, Book Fund, Johannesburg, 1951.
- Robinson, F.: White Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **32**, 1927.
- Röhrs, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. f. wissenschaftl. Zoologie, Leipzig, Abt. A, **162**, 1—95, 1959.
- — : Allometrie und Systematik. Z. f. Säugetierk., Hamburg/Berlin, **26**, 130—137, 1961.
- — : Bemerkungen zur Bergmann'schen Regel. In Kurth, Evolution und Homini-sation, G. Fischer-Verlag, Stuttgart, 49—63, 1962.
- Rörig, A.: Über Säugetier-Bastarde. D. Zool. Garten, Frankfurt, **44**, 286—292, 1903.
- Rothe, K.: Über die Schutzfarben des Löwen und Tigers. Mitt. d. Sektion f. Naturkunde d. Österr. Tour.-Klub, Wien, **17**, 9, 1905.
- Sanderson, I.: Säugetiere (bearbeitet von F. Bolle). Droemersch Verlagsanstalt Th. Knaur Nachf., München, 1956.

- Satunin, K.: Die Säugetiere des Talyschgebietes und der Mugansteppe. Mitt. d. Kaukasischen Mus., Tiflis, **2**, 263—394, 1906.
- — : Zur Systematik der Familie Felidae. Mitt. d. Kaukasischen Mus., Tiflis, **4**, 238 bis 256, 1909.
- Schaposchnikov, S.: Bars w zapadnom tjan-schanje. Priroda, Moskau, **7**, 113 bis 114, 1956.
- Schaub, S.: Was ist *Felis elata* Bravard? Eclogae Geol. Helv., Basel, **32**, 187—193, 1939.
- Schmid, E.: Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. Z. f. Säugetierk., Berlin, **15**, 1—179, 1940.
- Schmitt, I. u. G. Klöppel: Das Serumeiweißbild der Feliden. Die Kleintier-Praxis, Hannover, **7**, 40—43, 1962.
- Schneider, K.: Beobachtungen über die Pupillengestalt bei einigen lebenden Säugetieren. Neue Psychol. Studien, München, **6**, 319—354, 1930.
- — : Ein Fall von erblichem partiellen Albinismus beim Löwen. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **2**, 274—278, 1930.
- — : Das Flehmen (III.). D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **5**, 1932.
- — : Einige Bilder zur Aufzucht eines Schneeleoparden. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **9**, 37—39, 1937.
- — : Eine Löwin mit Mähne. Verh. Dtsch. Zool. 1948 in Kiel, 463—467. Leipzig, 1949.
- — : Von der Fleckung junger Löwen. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **20**, 127—150, 1953.
- — : Zum Zahndurchbruch des Löwen (*Panthera leo*) nebst Bemerkungen über das Zahnen einiger anderer Großkatzen und der Hauskatze (*Felis catus*). D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **22**, 240—361, 1959.
- Schouteden, H.: Note sur quelques Félines mélanisants du Congo belge. Revue de Zool. et de Bot. Africaines, Tervuren, **40**, 89—95, 1947.
- Schreber, J.: Die Säugethiere, 3. Theil. Erlangen, 1778.
- Schreider, E.: Anthropologie physiologique et variations climatiques. In: Physiologie et Psychologie en milieu aride — Compte-rendu de Recherches, UNESCO, Paris, 1963.
- Schulze, F., W. Kükenenthal, K. Heider u. R. Hesse: Nomenclator animalium generum et subgenerum. Verlag d. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin, 1926 bis 1936.
- Schwangart, F.: Der Manul, *Otocolobus manul* (Pallas), im System der Feliden. Zentrbl. Kleintierkunde und Pelztierkunde, Leipzig, **12**, 8, (= Carnivoren-Studien, Bd. 2), 19—67, 1936.
- — : Südamerikanische Busch-, Berg- und Steppenkatzen. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-nat. Abt., NF, München, **49**, 1—77, 1941.
- Selous, F.: African Nature Notes and Reminiscences. London, 1908.
- Severtzow, M.: Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félinés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. Revue de Zoologie pure et appliquée, Paris, 2. Ser., **18**, 1858.
- Shortridge, G.: The Mammals of South-West Africa. 2 Bde. W. Heinemann, London, 1934.
- Simpson, G.: The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **85**, 1—350, 1945.
- Singh, K.: Experiments in implanting African Lions into Madhya Bharat. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **53**, 465—468, 1956.
- Sody, H.: Notes on some Primates, Carnivora, and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian Regions. Treubia, Buitenzorg, **20**, 121—190, 1949.
- Sonntag, C.: The Comparative Anatomy of the Tongues of the Mammalia. — VIII. Carnivora. Proc. Zool. Soc. London, 1923.

- Spannhof, L.: Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säuerbastarden (Artkreuzung der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus* × *Cl. rutilus*). Zool. Anzeiger, Leipzig, 23. Suppl., 99—107, 1960.
- Stanek, V.: Simba — Das Löwenjunge. Römer Verlag, Frankfurt/M., ohne Jahr.
- Steinbacher, G.: Die großen Räuber — Löwen, Tiger und andere Großkatzen. Lux-Lesebogen, Murnau/München, 197, 1955.
- Steinemann, P.: Die Wochenstube der Tigerin. Kosmos, Stuttgart, 55, 1959.
- Stohl, G.: Vizeletvizsgálatok állatkerti állatokon (Harnuntersuchungen bei Zootieren). Allattani Közlemények, Budapest, 46, 1957.
- Stranack, F.: Fat Distribution in the Kidney Tubules of the Felidae. Proc. Zool. Soc., London, 139, 475—482, 1962.
- Swaine, I.: A Tiger attacking an Elephant. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 36, 4, 1933.
- Swanepoel, P.: Feast of the Kings. African Wild Life, Johannesburg, 16, 215—224, 1962.
- Swire, C.: Three Tigers at a kill. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 34, 3, 1930.
- Teilhard de Chardin, P. u. J. Piveteau: Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann. Paléontologie, Paris, 19, 1—234, 1930.
- Tembrock, G.: Tierstimmen. Eine Einführung in die Bioakustik. Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg, 1959.
- Thom, W.: Tiger Shooting in Burma. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 37, 573 bis 603, 1934.
- Togare: Erfahrungen mit wilden Tieren. Berliner u. Münchener Tierärztl. Wochenschrift, Jhg. 1940.
- Ullrich, W.: Die letzten indischen Löwen (*Panthera leo persica*) im Gir-Reservat. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, 26, 287—297, 1962.
- Urbain, A. u. J. Rinjard: Un hybride de tigre-lion au Parc Zoologique du Bois de Vincennes. Mammalia, Paris, 13, 103—104, 1949.
- Van Ingen u. van Ingen: Variation in Colour of Tigers and Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 42, 654—655, 1941.
- Vernay, A.: Vitality of a panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 33, 698—699, 1929.
- : The Lion of India. Natural History, New York, 30, 1930.
- Viret, M.: Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, 4, 1—197, 1954.
- Wagner, J.: Die Raubtiere. In Schreber, J. v.: Die Säugethiere. 2. Abt. Erlangen, 1841.
- Ward, A.: The Mammals and Birds of Kashmir and the Adjacent Hill Provinces. Part IV — Carnivora. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 31, 1, 1926.
- Weber, M.: Die Säugetiere. 2 Bde., G. Fischer-Verlag, Jena, 1928.
- Weigel, I.: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkundl. Mitt., München, 9, Sonderheft, 1—120, 1961.
- Weiss, G.: Das Tier und die menschliche „Sympathieströmung“. Z. f. Tierpsych., Berlin/Hamburg, 7, 295—299, 1950.
- Welch, F.: A Comparative Examination of three living Specimens of *Felis tigris sondaica*, with Notes on an old Javan Male. Proc. Zool. Soc., London, 892—893, 1909.
- Whalen, R.: Sexual Behavior of Cats. Behaviour, Leiden, 20, 321—342, 1963.
- Yates, C.: The Kruger National Park. London, 1935.
- Zarapkin, S.: Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander. Z. f. Säugetierk., Berlin, 14, 220—224, 1939.
- Zdansky, O.: Quartäre Carnivoren aus Nord-China. Palaeontologia Sinica, Peking, Ser. C., 2, 1—30, 1925.



- Zukowsky, L.: Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere der nördlichen Teile Deutsch-Südwestafrikas unter besonderer Berücksichtigung des Großwildes. Archiv. f. Naturgesch., Berlin, **90**, A. 1, 29—164, 1924.
- — : Großsäuger, die Hagenbeck entdeckte. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **17**, 211 bis 221, 1950.
- — : Persische Panther. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **24**, 329—344, 1959.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Dr. Helmut Hemmer, 65 Mainz, Universität,  
Institut für physiologische Zoologie.

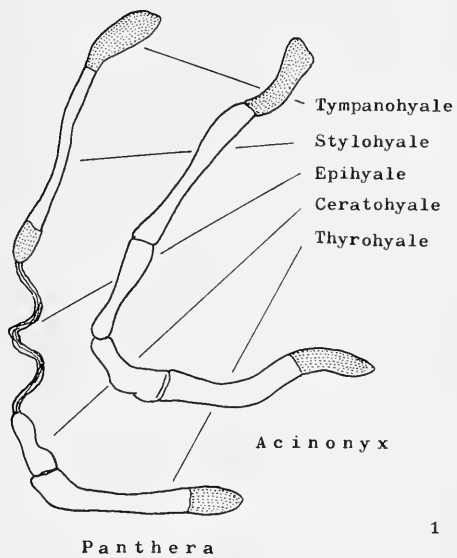


# ANHANG

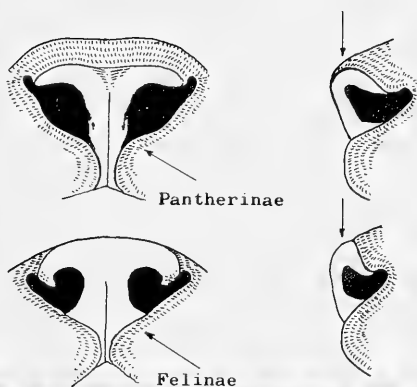
Tafeln und Tafelerklärungen  
Tafel I bis XXIV

## Erklärung zu Tafel I

- Fig. 1: Hyoidbau bei *Pantherinae* und *Felinae* bzw. *Acinonychinae* (am Beispiel *Acinonyx*) (nach P o c c o c k , geändert).
- Fig. 2: Rhinarium bei *Pantherinae* und *Felinae* (letztere generalisiert) (nach P o c c o c k , geändert).
- Fig. 3: Löwenportrait. Rhinarium in Seitenansicht. (Zoo Frankfurt/M.)
- Fig. 4: Tigerportrait (Blijdorp-Zoo Rotterdam)
- Fig. 5: Irbisportrait (Blijdorp-Zoo Rotterdam)
- Fig. 6: Nebelparderportrait (Zoo Frankfurt/M.)



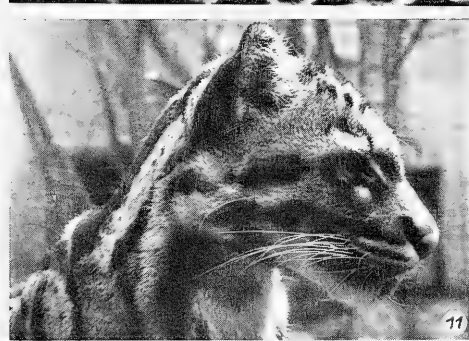
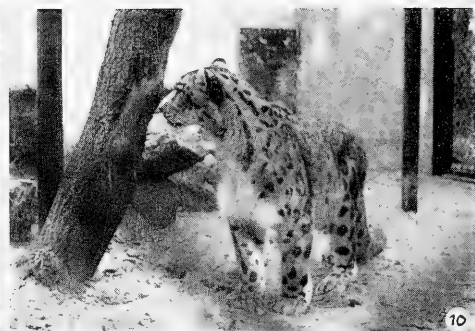
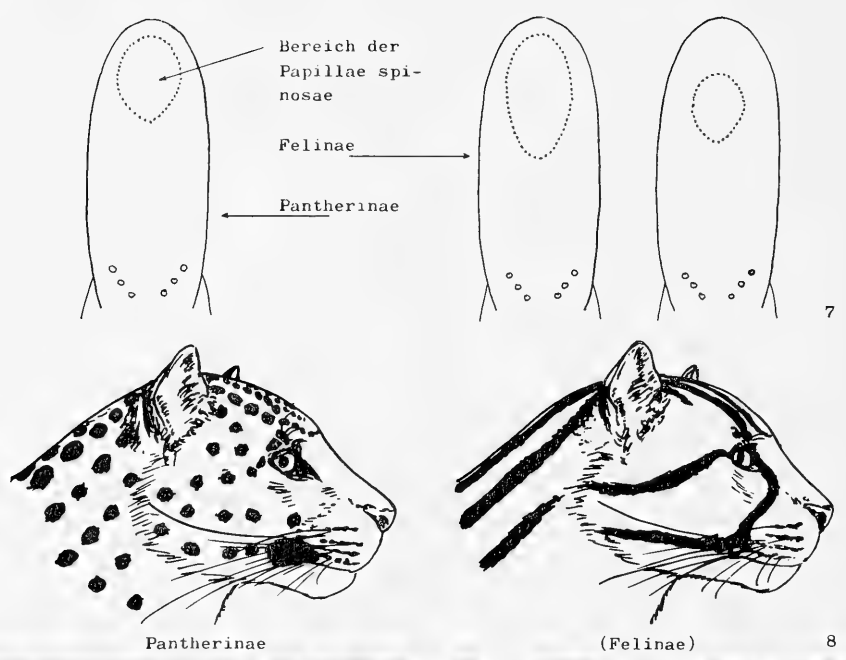
1



2



Tafel II



## Erklärung zu Tafel II

- Fig. 7: Bereich der Papillae spinosae auf der Zunge bei *Pantherinae* und *Felinae* (nach Sonntag, geändert).
- Fig. 8: Kopfzeichnung bei *Pantherinae* und *Felinae* (schematisiert).
- Fig. 9: Kopfzeichnung beim Leoparden (Tierpark München).
- Fig. 10: Irbis. Beachte die Halszeichnung! (Burgers Dierenparken Arnhem)
- Fig. 11: Kopfzeichnung beim Nebelparder (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 12: Kopfzeichnung bei der Fischkatze (Zoo Frankfurt/M.).

### Erklärung zu Tafel III

Fig. 13: Freßstellung des Löwen (Artis-Zoo Amsterdam).

Fig. 14: Freßstellung des Irbis (Artis-Zoo Amsterdam).

Fig. 15: Freßstellung des Nebelparders (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 16: Freßstellung des Pumas (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 17: Schlafstellung Rückenlage bei einer Löwin (Artis-Zoo Amsterdam).

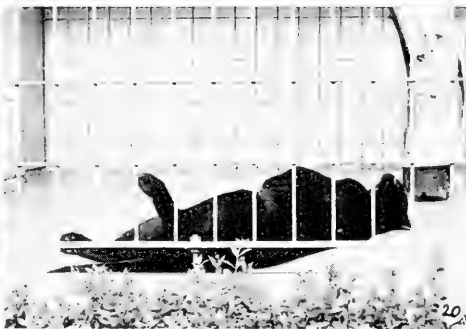
Fig. 18: Schlafstellung Rückenlage bei einer Tigerin (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 19: Schlafstellung Rückenlage bei einem Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).

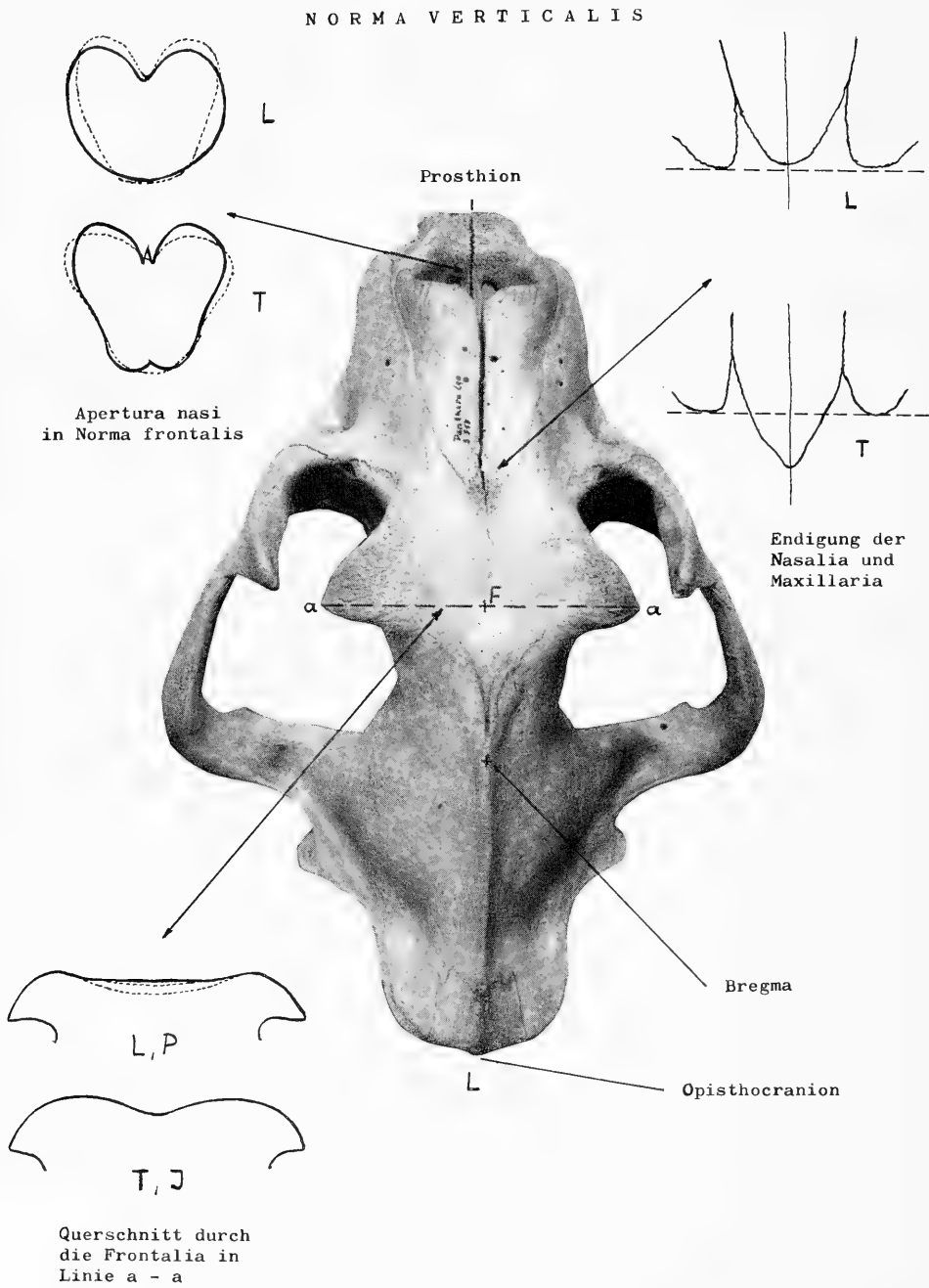
Fig. 20: Schlafstellung Rückenlage bei einem Leoparden (Zoo Frankfurt/M.).



# Tafel III



Tafel IV



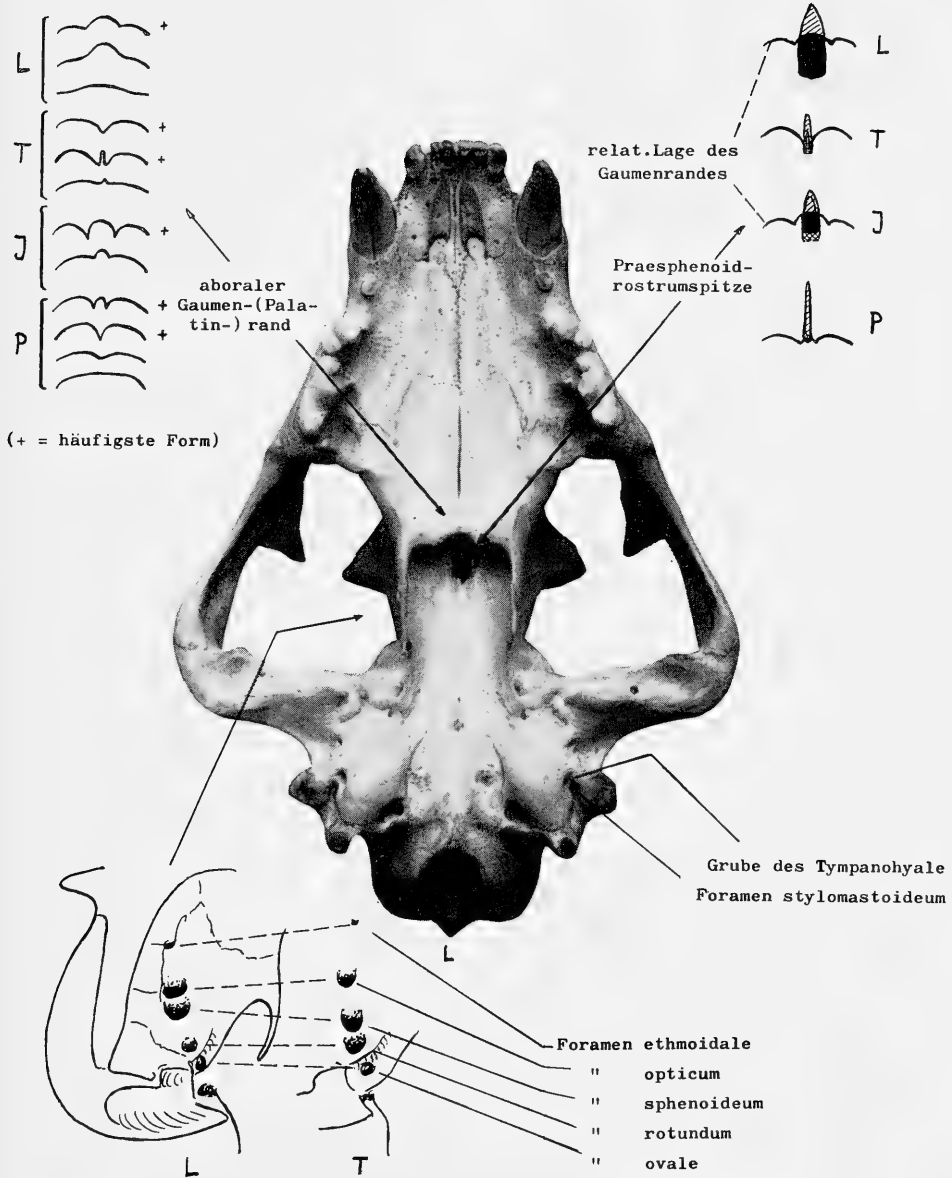
## Erklärung zu Tafel IV

Fig. 21: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma verticalis.

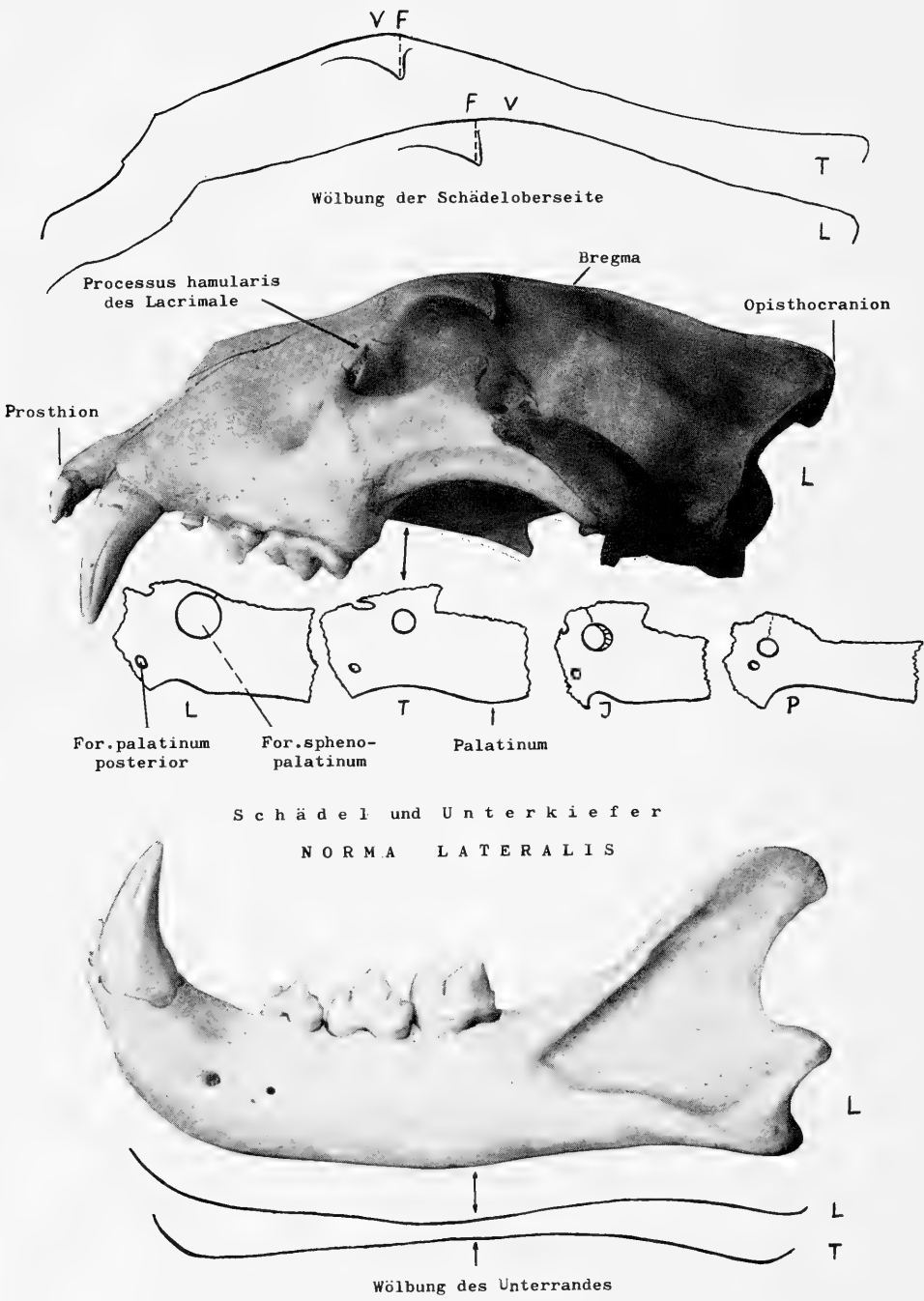
## Erklärung zu Tafel V

Fig. 22: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma basilaris.

NORMA BASILARIS



# Tafel VI



## Erklärung zu Tafel VI

Fig. 23: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma lateralis.

## Erklärung zu Tafel VII

Fig. 24: Bestimmungstafel für die Zähne der rezenten Pantherkatzen. Erklärung für die Abkürzungen im Text.



# Tafel VII

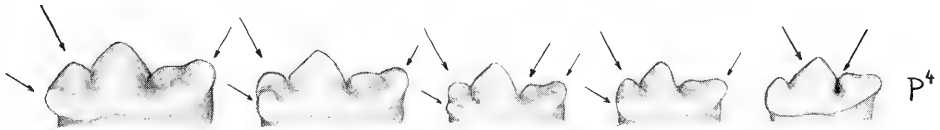
Löwe

Tiger

Jaguar

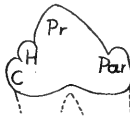
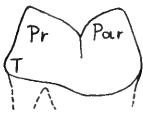
Leopard

Irabis



U.K.

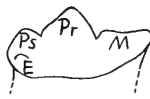
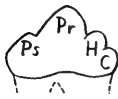
aboral



oral

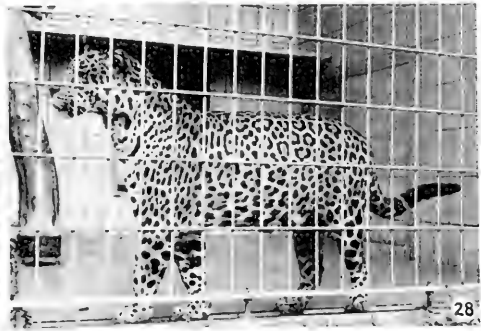
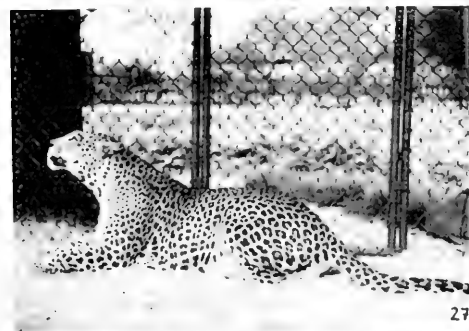
O.K.

oral



aboral

Tafel VIII



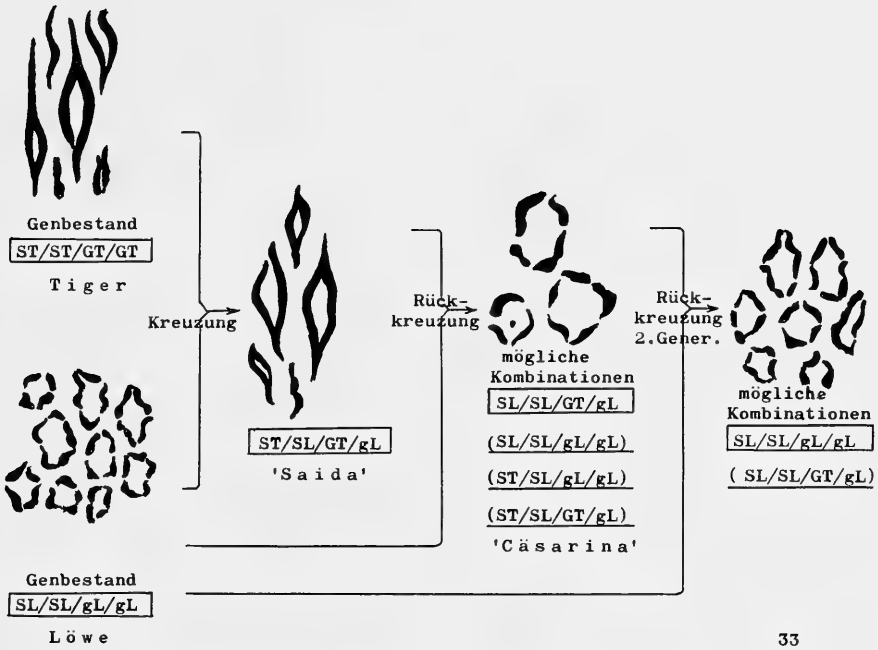
## Erklärung zu Tafel VIII

### Fellzeichnung der Pantherkatzen:

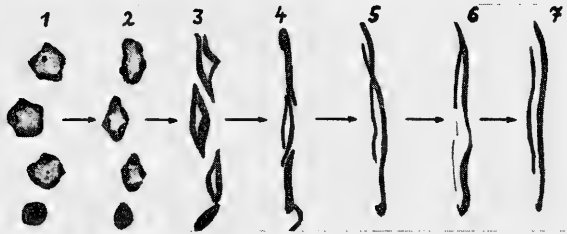
- Fig. 25: Löwe; keine Fellzeichnung mehr erkennbar (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 26: Löwen. Beim ♀ vorne unten an den Flanken Rosetten noch schwach zu erkennen (Blijdorp-Zoo Rotterdam).  
Fig. 27: Ceylon-Leopard (Blijdorp-Zoo Rotterdam).  
Fig. 28: Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 29: Tiger (Burger's Dierenparken Arnhem).  
Fig. 30: Irbis (Burger's Dierenparken Arnhem).  
Fig. 31: Nebelparder (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 32: „Halsband“ aus Solidflecken bei einem Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).

## Erklärung zu Tafel IX

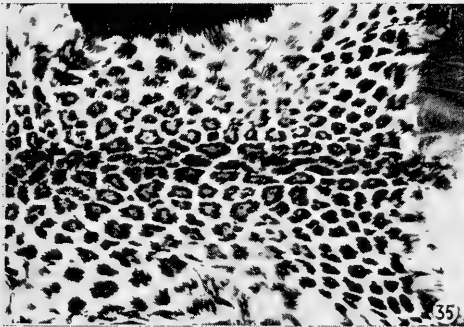
- Fig. 33: Genetisches Schema für die Fellzeichnung von Löwen-Tiger-Bastarden und deren Rückkreuzungen (Modell).
- Fig. 34: Schema zur Ableitung der Tigerstreifung aus Ringflecken (1 u. 2 Original, 3—6 z. T. nach Fellabbildungen bei P o c o c k , 1929).
- Fig. 35: Rückenzeichnung aus (hinten) zwei Reihen kleiner, langgestreckter Solidflecken bei einem chinesischen Leoparden (*Panthera pardus japonensis*) (Zool. Staatssammlung München).
- Fig. 36: Solidfleckenlängsreihen auf dem Hinterrücken eines jungen Nebelparders (Zoo Frankfurt/M.).



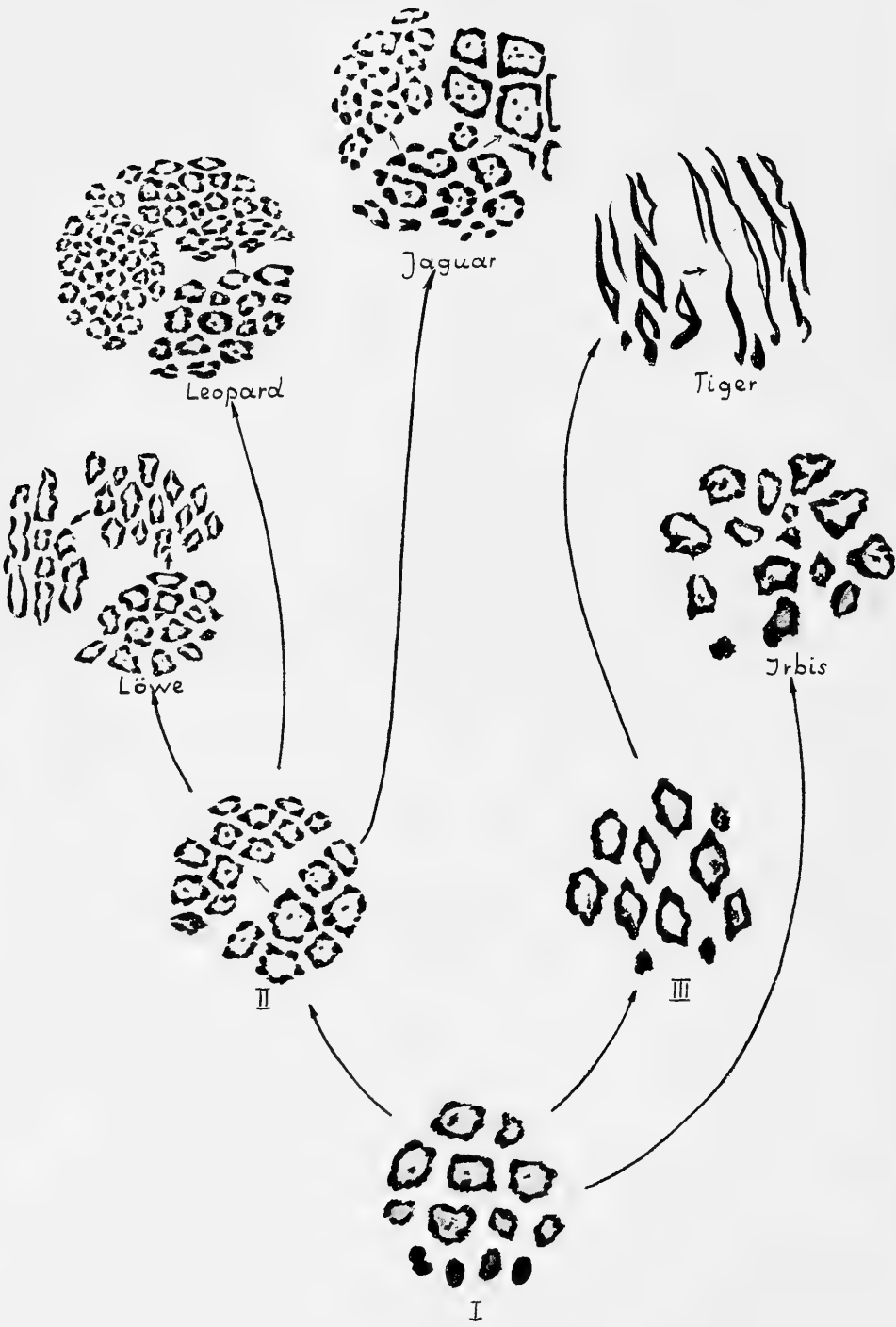
33



34



Tafel X



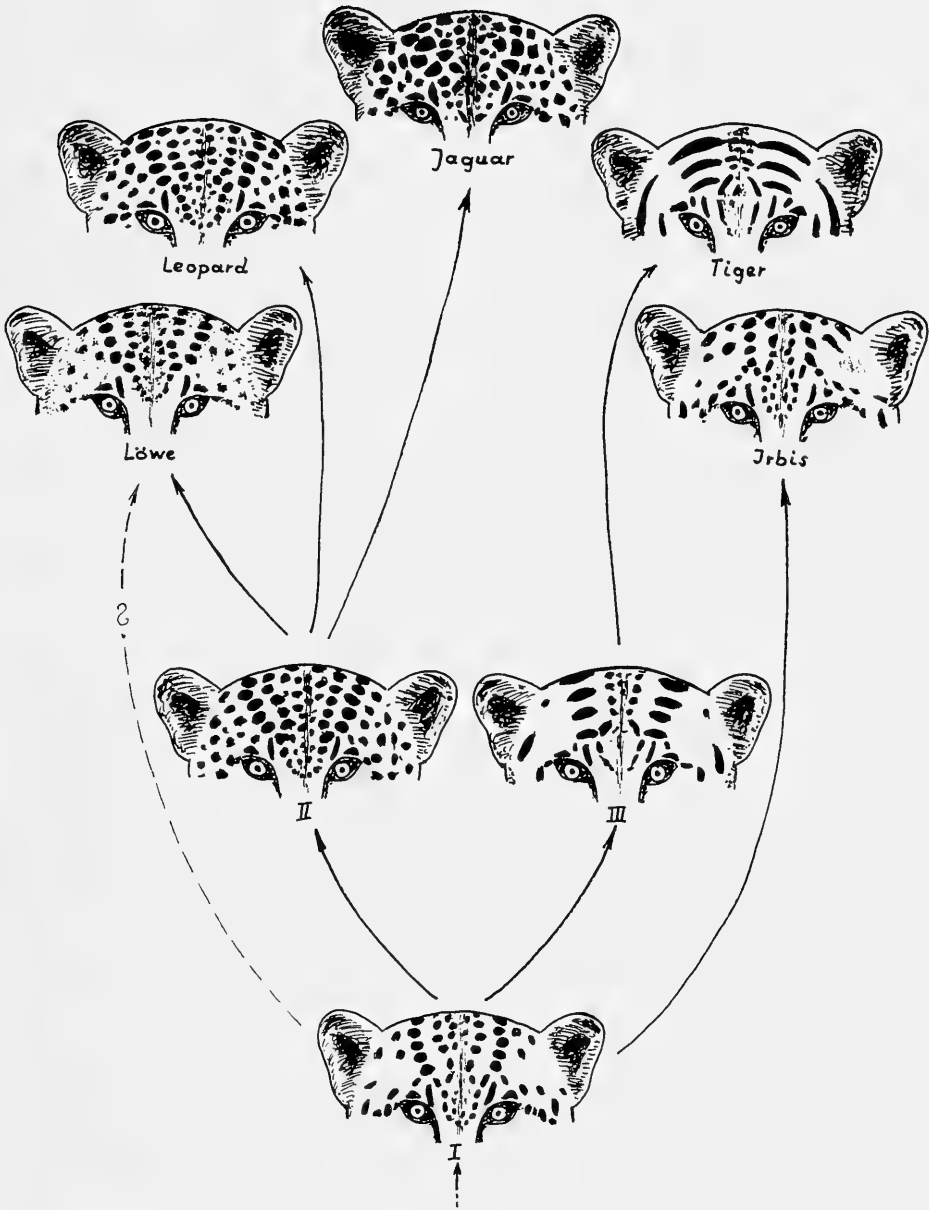
### Erklärung zu Tafel X

Fig. 37: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang der Rosettengestalt der Fellzeichnung der Pantherkatzen.

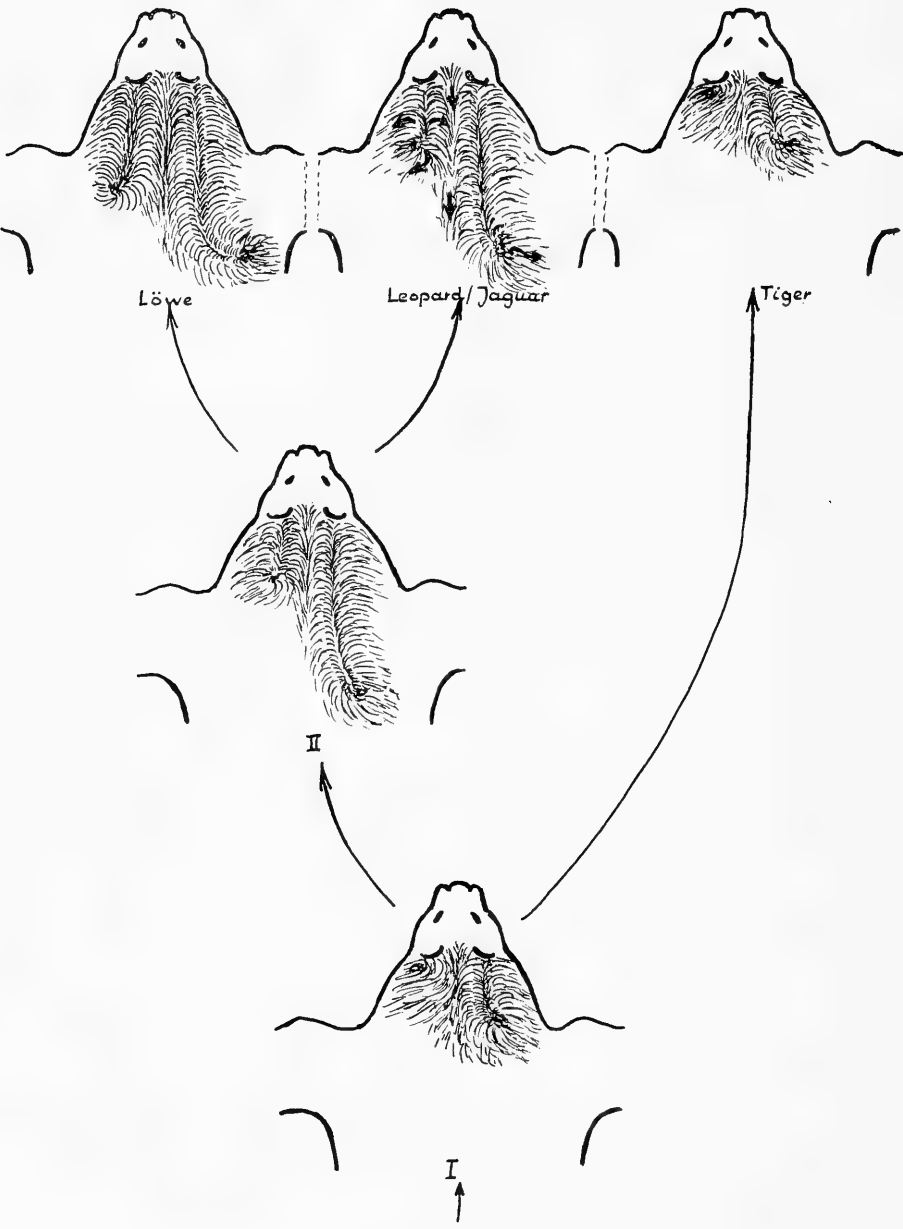
### Erklärung zu Tafel XI

Fig. 38: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang der Stirnzeichnung der Pantherkatzen. I, II und III — hypothetische Stufen.





Tafel XII



## Erklärung zu Tafel XII

Fig. 39: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang des Mähnenwirbels der Pantherkatzen. Schemata für die rezenten Arten (obere Reihe) umgezeichnet nach L e y h a u s e n (1950).

### Erklärung zu Tafel XIII

Fig. 40: Mähnenbezirke beim Löwen (nach einem Foto).

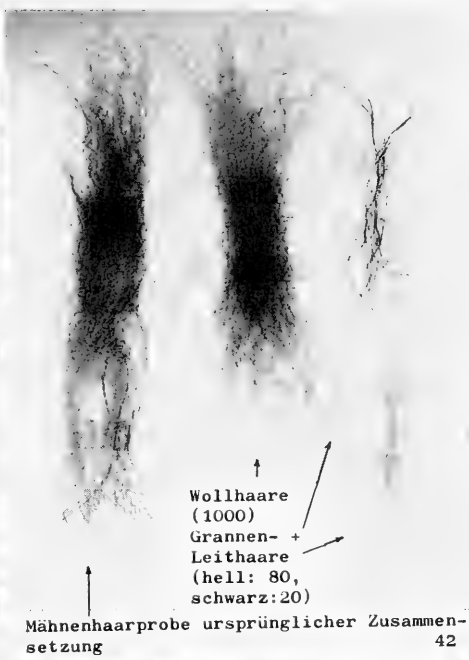
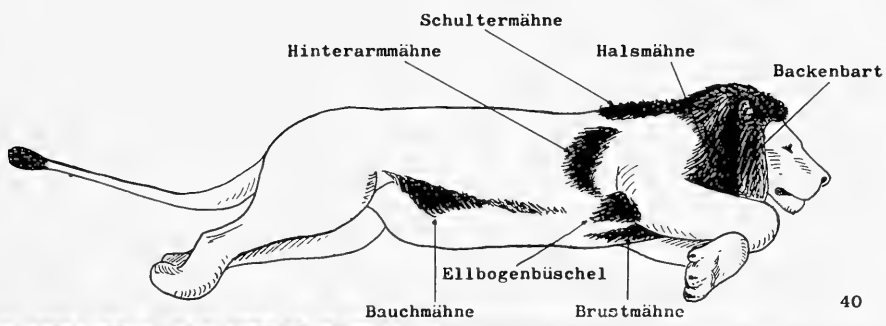
Fig. 41: Mähnenbezirke bei einem jungen Löwen (gleiches Tier wie Fig. 40) (Menagerie Mainz).

Fig. 42: Haarzusammensetzung der Löwenmähne (eines hell bemähnten Tieres) — Haarproben.

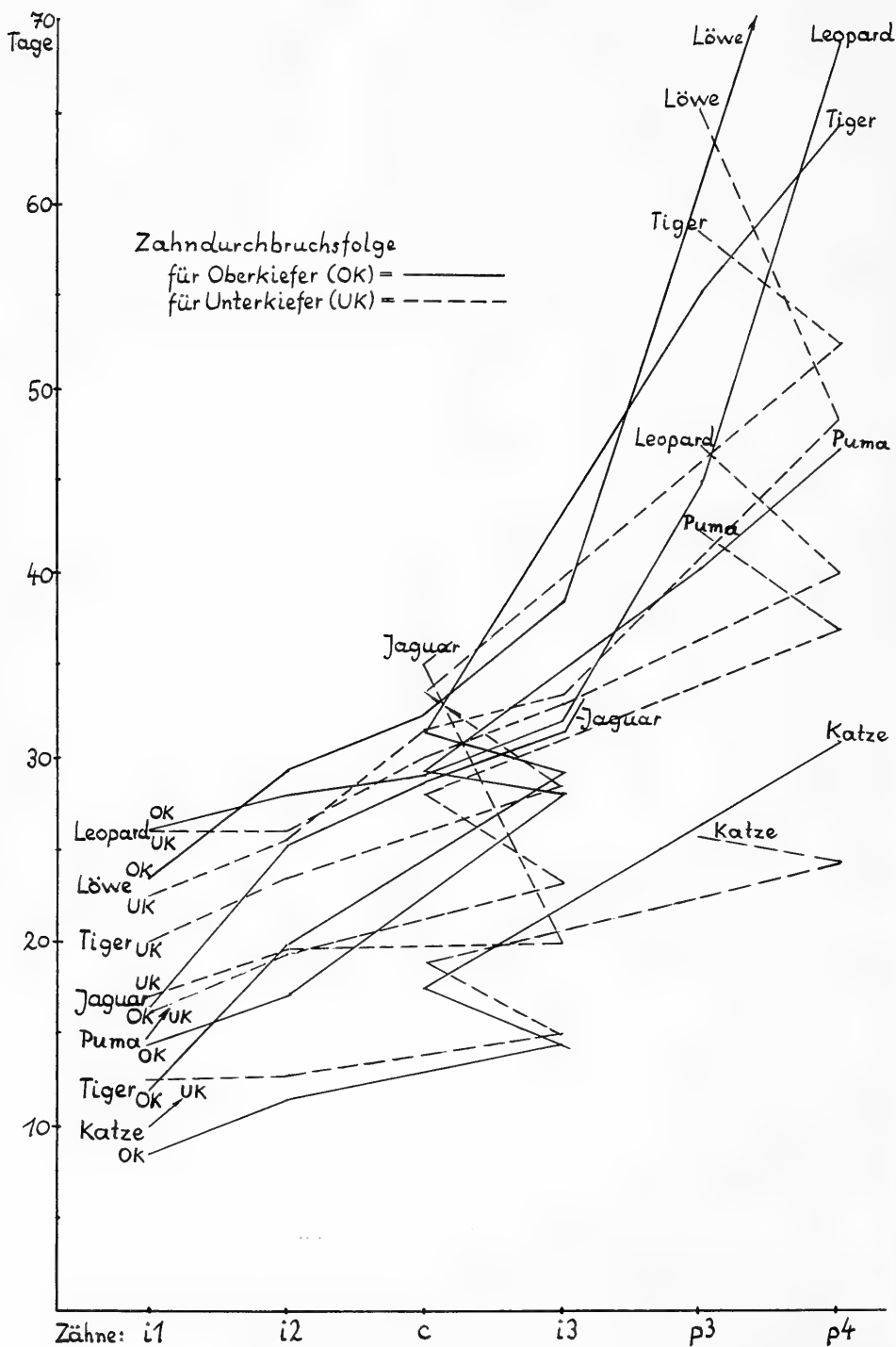
Fig. 43: Backenbart des Tigers (Blijdorp-Zoo Rotterdam).

Fig. 44: Nackenmähne bei einem Geparden (Mus. Leiden).

Fig. 45: Backenbart beim Manul (Zoo Frankfurt/M.).



Tafel XIV



### Erklärung zu Tafel XIV

Fig. 46: Diagramm für die Durchbruchzeiten der Milchzähne nach den Zahlenangaben bei S c h n e i d e r (1959).

## Erklärung zu Tafel XV

Fig. 47: Brüllende Löwen (im Stehen und Liegen) (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 48: Tiger während des Partnerrufes (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 49: Leopard-♂ während des Sägens (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 50: Jaguar-♂ beim Sägen, im Stehen.

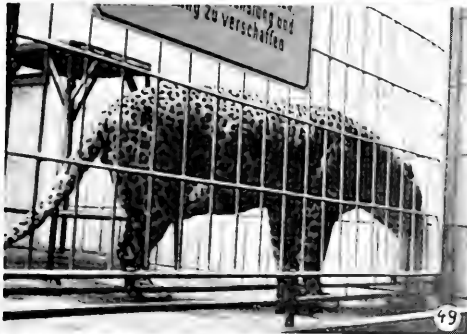
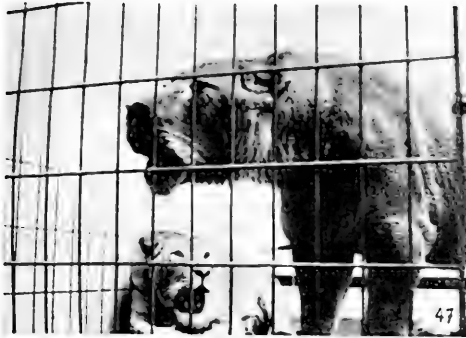
Fig. 51: desgl., im Gehen.

Fig. 52: desgl., im Liegen (Zoo Frankfurt/M.).

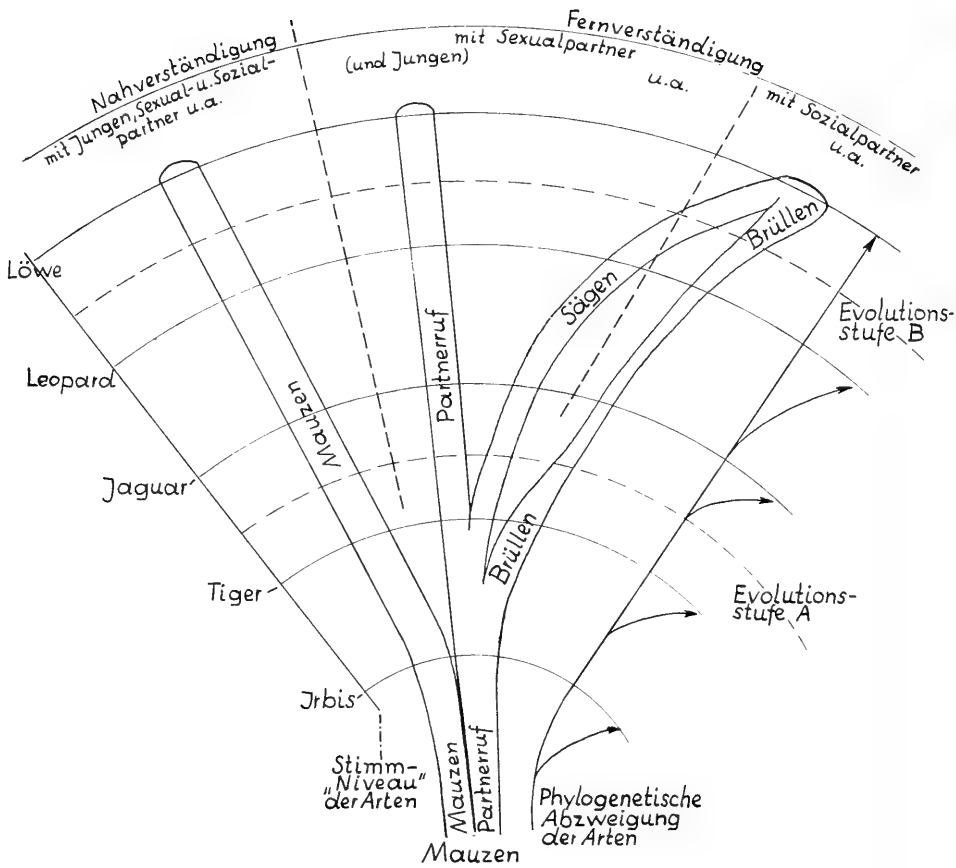
Fig. 53: Jaguar-♀ beim Sägen, im Sitzen (Burgers Dierenparken Arnhem).

Fig. 54: Gespannte Haltung eines Jaguar-♀ auf das Sägen des ♂ hin (Zoo Frankfurt/M.).





Tafel XVI



## Erklärung zu Tafel XVI

Fig. 55: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang wichtiger Komponenten der Lautäußerung der Pantherkatzen.

## Erklärung zu Tafel XVII

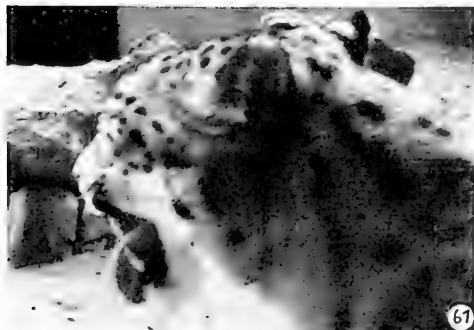
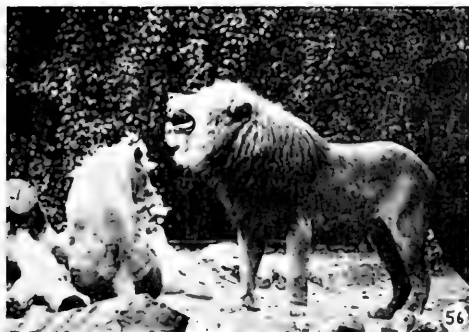
Fig. 56 und 57: Flehmende Löwen (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 58: Flehmende Löwin (Zoo Frankfurt/M.).

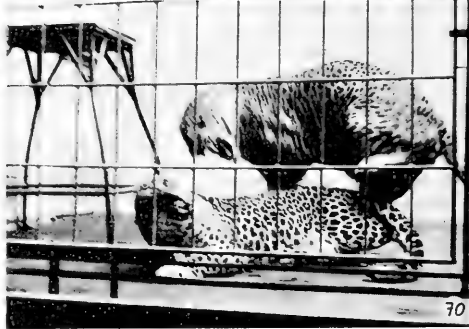
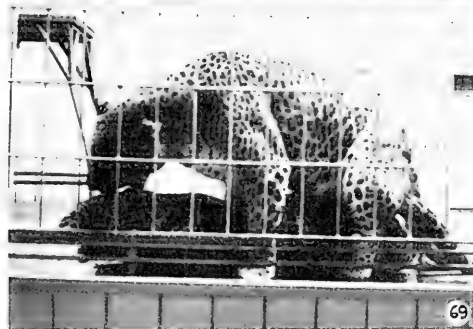
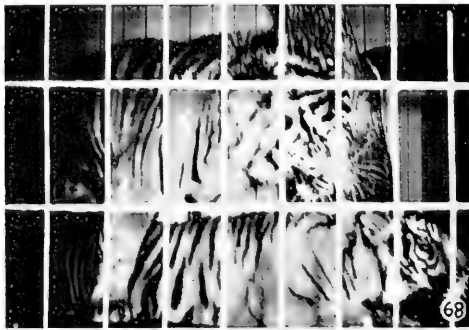
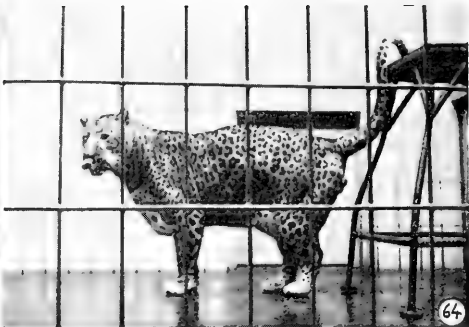
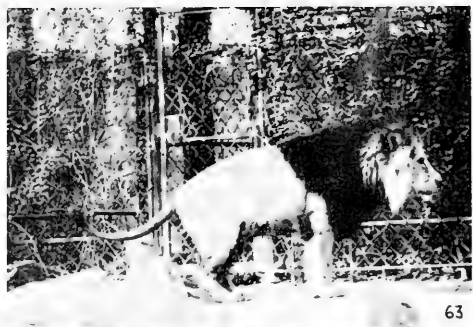
Fig. 59: Flehmendes Leoparden-♀ (am Boden kauend) (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 60: Seltene Form des Flehmens mit hängender Zunge beim Jaguar (♂) (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 61 und 62: Flehmender Irbis (♂) (Burgers Dierenparken Arnhem).



Tafel XVIII



### Erklärung zu Tafel XVIII

- Fig. 63: Normale Kot- oder Harnstellung bei einem Löwen (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 64: Markierungsharnen eines Leoparden (♂) (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 65 und 66: Kopulation eines Löwenpaares (Abb. 66 Moment des Nackenbisses) (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 67: „Symbolische“ Ausführung des Nackenbisses bei der Begattung — das Gebiß faßt nicht zu (Löwe) (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 68: Begattung beim Tiger (Zoo Frankfurt/M.).  
Fig. 69 und 70: Begattung und -ausgang beim Leoparden (Zoo Frankfurt/M.).

## Erklärung zu Tafel XIX

Fig. 71 und 72: Tigons (♀♀) (Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris).

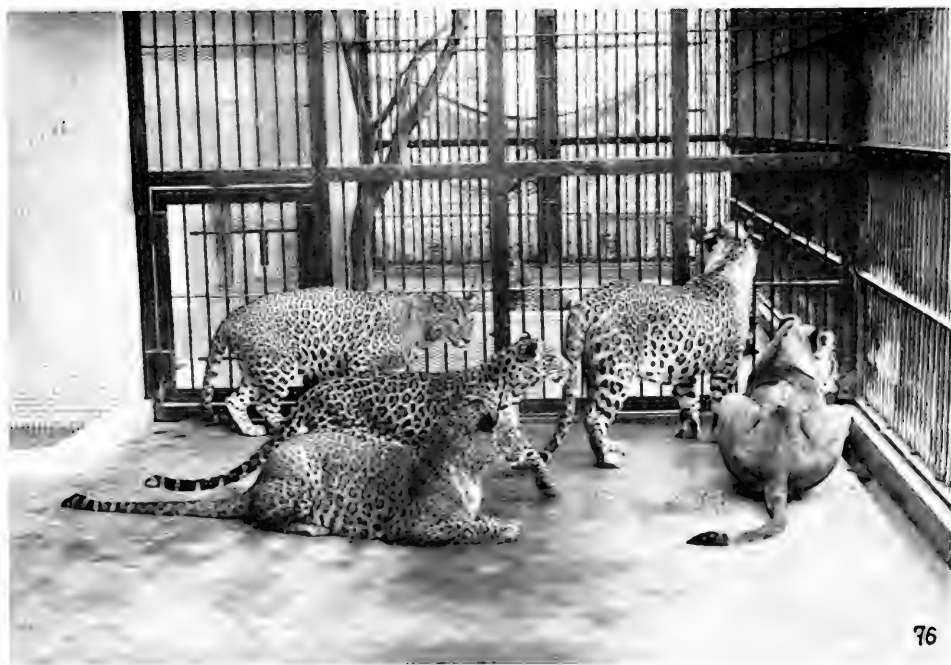
Fig. 73: Neugeborener Löwen-Tiger-Bastard (Mus. Leiden).

Fig. 74: Schädel eines Löwen-Tiger-Bastards (Mus. Senckenberg, Frankfurt/M.).





Tafel XX



## Erklärung zu Tafel XX

Fig. 75: Leopons (links ♂, rechts ♀).

Fig. 76: Leoponfamilie. Links in der Mitte der Leopardenvater, rechts die Löwenmutter.

(Beide Koshien Hanshin Park Zoo, Japan; phot. H. D o i).

## Erklärung zu Tafel XXI

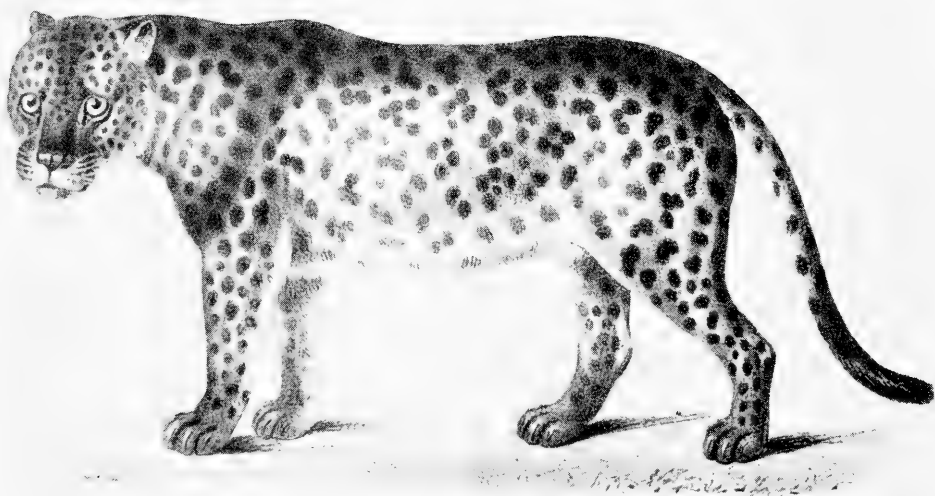
Fig. 77: Tigon (♀) (Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris).

Fig. 78: Leoapon (♂) (Koshien Hanshin Park Zoo, Japan; phot. H. D o i).

Beachte die außerordentlich ähnliche Kopfform bei beiden Bastarden!



Tafel XXII



79



80



81

## Erklärung zu Tafel XXII

Fig. 79: Jaguar-Leoparden-Bastard (aus Fitzinger, 1855).

Fig. 80: Rückkreuzung Liger ♀ × Löwe ♂ (nach einem Foto bei Leyhausen, 1950 umgezeichnet, Körperflecken etwas stärker hervorgehoben).

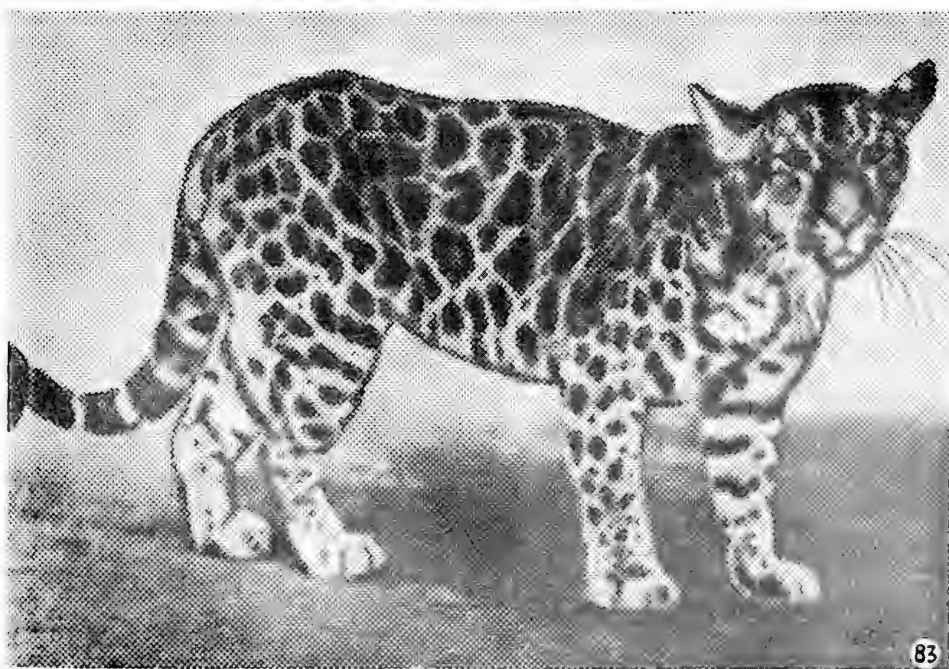
Fig. 81: Rückkreuzung 2. Generation, Tier in Fig. 80 mit einem Löwen (Umzeichnung aus Kemna) — Jungtier.

### Erklärung zu Tafel XXIII

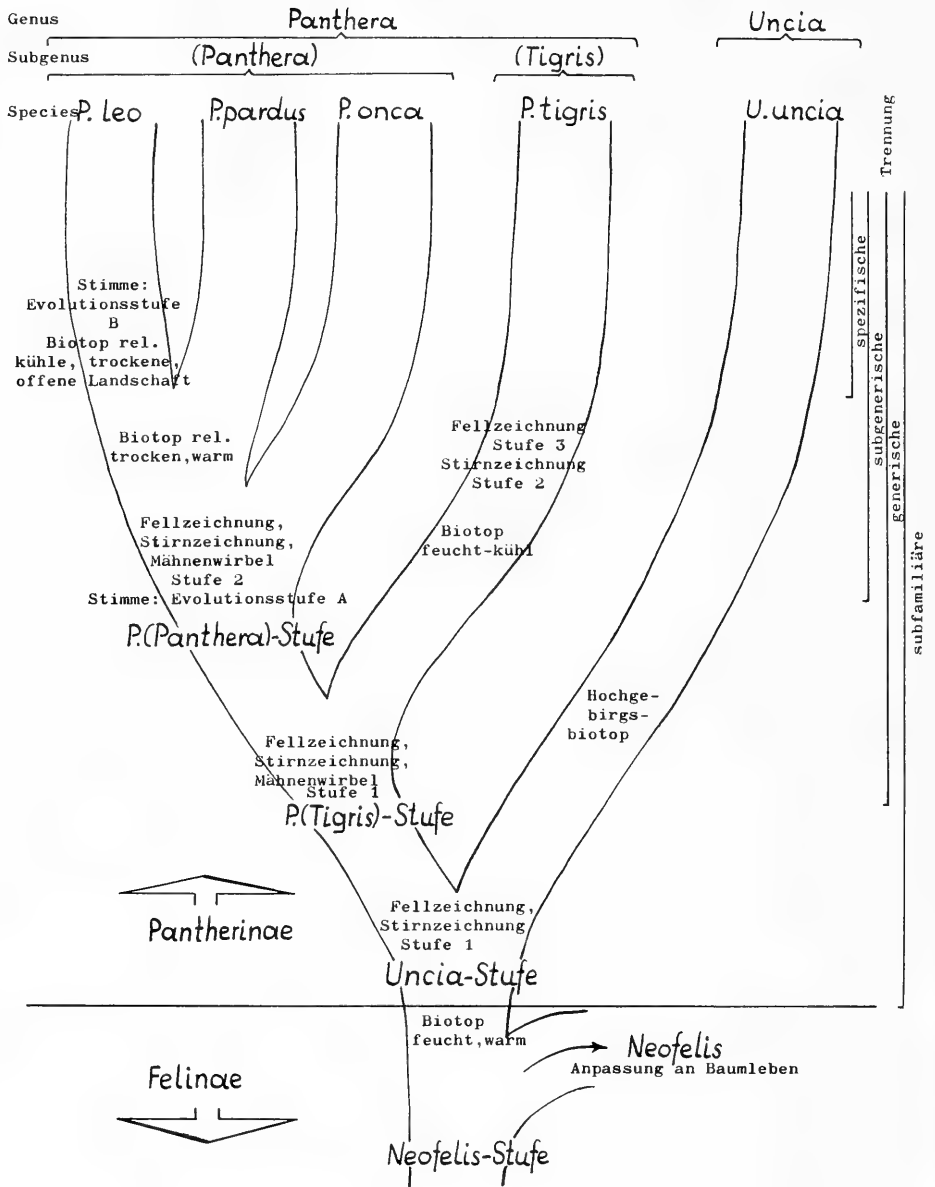
Fig. 82: Bastard eines Leopard-Jaguar-Bastard-♀ mit einem Löwen (aus K r u m b i e - g e l, 1952).

Fig. 83: Leopard-Puma-Bastard (aus K r u m b i e g e l, 1953).





# Tafel XXIV



### Erklärung zu Tafel XXIV

Fig. 84: Stammbaum der rezenten Pantherkatzen, nach der vergleichenden Untersuchung der Arten.



9667

**VERÖFFENTLICHUNGEN**  
der  
**ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG**  
**MÜNCHEN**

MUS. COMP. Zool.  
LIBRARY

MAR 21 1968

**On Birds from the**  
**Northern Chocó Region,**  
**NW-Colombia**

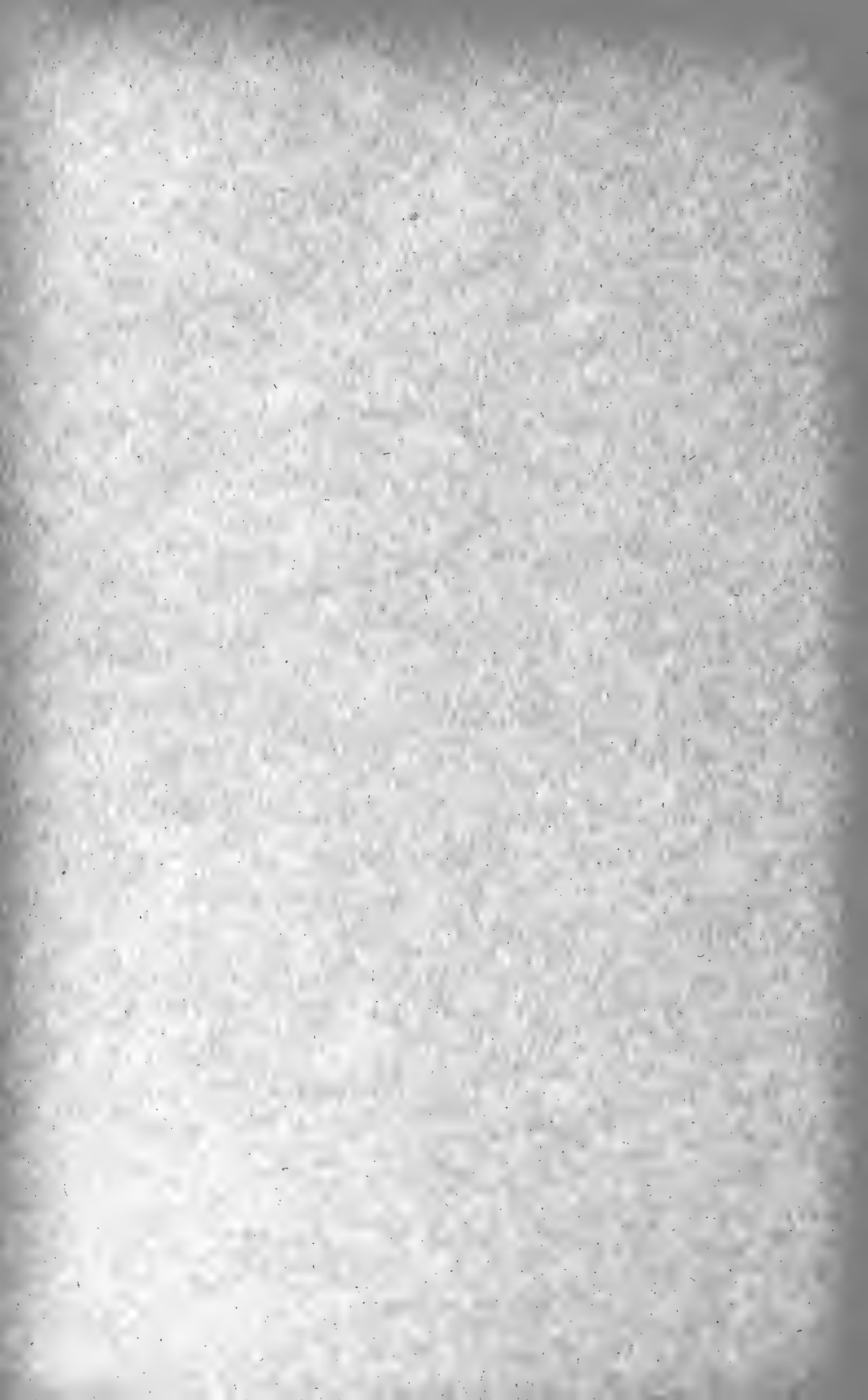
HARVARD  
UNIVERSITY

by

**JÜRGEN HAFFER**

(With 1 plate and 5 text-figures)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 123—149	München, 15. Dez. 1967
------------------------------------	---------	------------	------------------------



**On Birds from the  
Northern Chocó Region,  
NW-Colombia**

by

**JÜRGEN HAFFER**

(With 1 plate and 5 text-figures)

8-EE-101

MUS. COMP. ZOOL.  
LIBRARY

MAR 21 1968

HARVARD  
UNIVERSITY



## I. INTRODUCTION

The heavily forested Pacific lowlands of Colombia and northwestern Ecuador are separated from the cis-Andean Amazon basin by the mountain ranges of the northern Andes and are inhabited by a highly interesting bird fauna. Although with predominantly Amazonian affinities this fauna is characterized by several endemic genera and a great number of endemic species. Its zoogeographic significance was recognized by Chapman (1917, 1926) who named it the "Colombian-Pacific Fauna" and discussed its distribution and relationships. I have given a historic interpretation of bird speciation in northwestern Colombia and adjacent regions (Haffer, 1967a) and have described the distribution of the birds inhabiting the northern Pacific lowlands and the surroundings of the Gulf of Urabá (Haffer, 1959, 1967b, 1967d). Recently I had an opportunity to work a particularly interesting part of this same area not visited before. The present article reports on a collection of 205 specimens representing 77 species of birds from Mutatá, 100 kilometers southsoutheast of the Gulf of Urabá, taken between 4 and 16 August 1966. This material throws additional light on several zoogeographic problems of the lower Atrato Valley, and was deposited at the Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates in Munich, Germany.

The small village of Mutatá, Departamento Antioquia, is located on the road from Dabeiba to Turbo which follows the western base of the Western Andes (fig. 1). The Rio Mutatá flows into the nearby Rio Sucio close to this village. Uninhabited forests still cover the mountains to the east of Mutatá and the hilly country to the west and southwest. Large clearings, 1 to 3 kilometers wide, appeared only along the Turbo road. A narrow gravel road is being pushed through virgin forest from Mutatá to Pavarandocito and Murindó in the Atrato Valley, southwest of Mutatá. This road crosses the Rio Sucio near Mutatá and at the time of my visit in August 1966 was traversable for about five kilometers in a southwesterly direction. Most of the collecting was done in the forest on both sides of this newly constructed road at kilometers 2.5, 3 and 4.5 (plate I), 130 meters above sea level. Some nonforest birds were taken from clearings in the immediate surroundings of Mutatá where pasture land predominates.

I am deeply indebted to Eugene Eisenmann, New York, and R. Meyer de Schauensee, Philadelphia, for their identification and remarks on several specimens of the collection dealt with in this article. E. Eisenmann and F. Vuilleumier, Cambridge, kindly commented upon an old specimen in the Bangs-collection of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. I am also grateful to Father Antonio Olivares, head of the Ornithology department of the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá, who permitted me to use the collection and the library of the Instituto at any time.

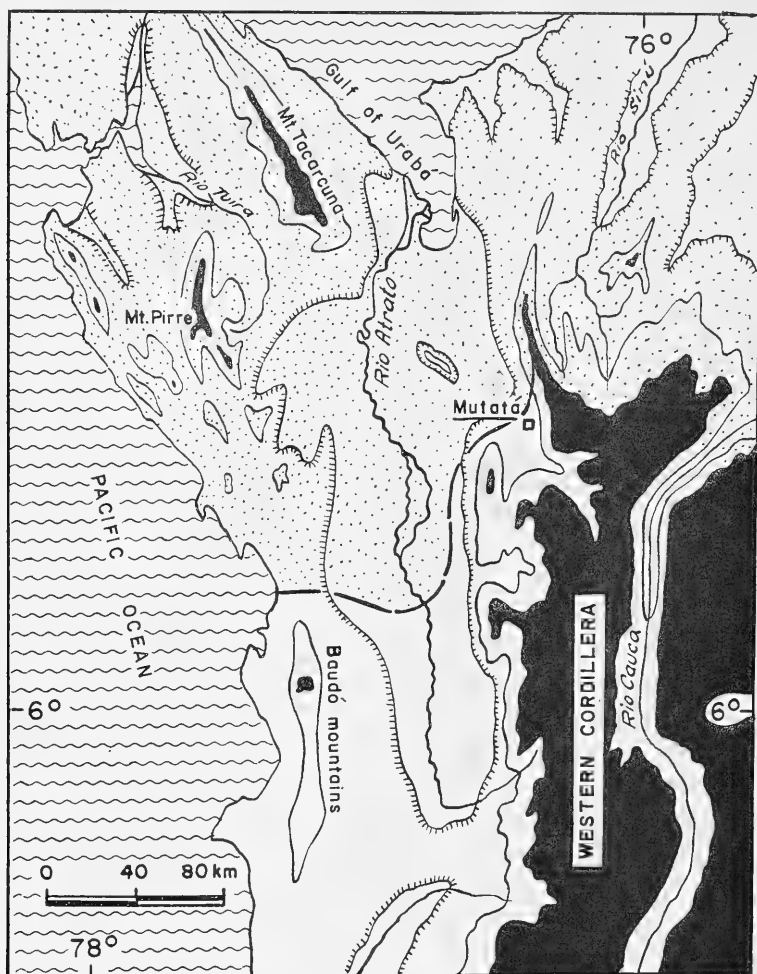


Fig. 1: Avifaunal regions of northwestern Colombia and eastern Panamá. Key: dotted — Darién-Urabá region (predominantly Moist Tropical Forest); blank — Chocó region (Wet Tropical and Pluvial Forest); Cauca valley not mapped. Elevations over 1000 meters in black; — 500 meter contour line; dented line indicates approximate boundary of hills and plains.

## II. ZOOGEOGRAPHICAL NOTES

The bird fauna of the region around the Gulf of Urabá, in extreme northwestern Colombia, differs to some extent from that of the Pacific Chocó lowlands to the south. This is shown by a number of species which range north only to the Baudó mountains, without reaching the Urabá region, and other species that inhabit the Urabá region (including the lower Atrato Valley) but do not advance south into the Chocó lowlands of western Colombia. Still other species are represented in the Chocó and Urabá regions by sharply differentiated forms which meet in the lower Atrato Valley (Haffer, 1967 d).

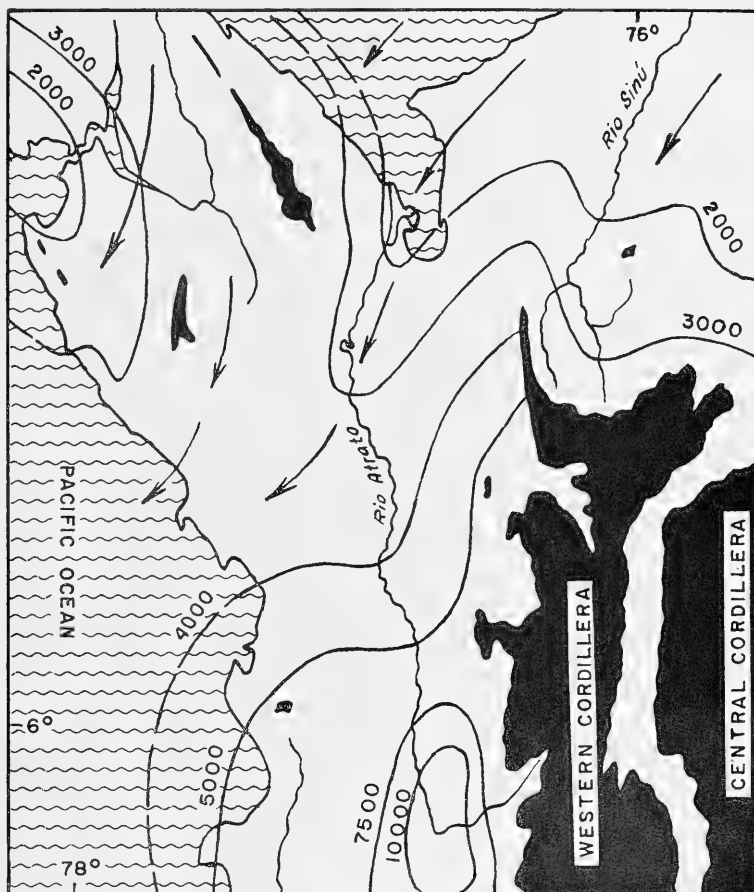


Fig. 2: Rainfall pattern of northwestern Colombia and eastern Panamá (millimeters/year), from Haffer, 1967 d.

Elevations over 1000 meters are in black. Arrows indicate path of drying Trade Winds which blow from December to March. The distribution of annual rainfall is not mapped in the dry narrow valleys on the western slope of the Western Andes and in the Cauca Valley.

The Mutatá collection treated in this article shows that a number of typical Chocó elements occur along the base of the Western Andes considerably farther north than they do along the Pacific coast on the opposite side of the Rio Atrato. This is true for the following species and subspecies: *Crypturellus (cinereus) berlepschi*\*, *Columba goodsoni*, *Pionopsitta (haematotis) pulchra*, *Pipra mentalis minor*, *Rhynchocyclus brevirostris pacificus*, *Tangara johannae* and *Erythrothlypis salmoni*. Conversely, those species of the Urabá region which are unknown from the Pacific lowlands advance farther south on the western side of the Atrato Valley than they do along the base of the Western Andes. Examples are *Momotus momota*, *Formicarius*

\*) Semispecies MAYR emend. LORKOVIĆ (for a recent discussion see D. A m a d o n, 1966).

*analis*, *Pipra erythrocephala*, *Rhynchocyclus olivaceus*. Their range is more or less complementary to that of the Chocó forms. The line separating the ranges of these northern Urabá- and southern Chocó-forms extends from the Mutatá area southward and thence swings westward between the Napipí and Uva Rivers to reach the Pacific coast at the Gulf of Cupica. This line might be used as the northern limit of the zoogeographical **"Chocó region"** (fig. 1). The area to the north of this artificial boundary may be named **"Darién-Urabá region"** with its western boundary somewhere in central Panamá. It may be advisable to include the **"Darién-Urabá region"** and the eastwardly adjoining **"Cauca-Magdalena region"** of Chapman (1917) into one zoogeographic unit. The areas discussed here form only minor subdivisions of one large **"Central American Province"** (Hershkovitz, 1958) of which the forested northwest-Colombian lowlands represent the South American **"root"**. The difficulties in delimiting zoogeographical regions in our area are inherent in descriptive and static zoogeography. However, **"instead of thinking of fixed regions, it is necessary to think of fluid faunas"** (Mayr, 1946, p. 5). In northwestern Colombia we are dealing with the **"Chocó fauna"**, the **"Nechí fauna"** and the **"Central American forest fauna"** (Haffer, 1967a). These faunas extended their ranges from the various forest refuge areas during the humid climatic periods of the Pleistocene and post-Pleistocene and **intermingled in the intervening areas such as the Darién-Urabá region.**

A steep environmental gradient is known to exist in the northern Chocó region caused by the decrease of the total annual rainfall in a northerly direction. It is reasonable to assume that this gradient is responsible for many Chocó birds to be missing, or replaced by others, in the Urabá region. The fact that various species of the Chocó region range farther north along the base of the Western Andes (to Mutatá) than they do along the Pacific coast (to the Baudó mountains only) lends further support to this assumption: The isohyets also extend in a northeast-southwest direction. It is seen from fig. 1 and 2 that the northern boundary of the zoogeographic Chocó region more or less coincides with the 4500 mm isohyet. It also follows roughly the boundary between Wet and Moist Tropical Forest (Haffer, 1967a, fig. 1). The northern portion of the Western Andes prevents **the drying trade winds** from reaching the lowlands at its western base. These winds blow in a southwesterly direction from the Caribbean Sea and the Gulf of Urabá into the lower Atrato Valley and reach the Pacific coast during the months of December through March (fig. 2). The less humid Dry and Moist Tropical Forests of the trade wind area are ecologically quite different from the Wet and Pluvial Forests found in the region to the south and along the base of the Western Andes where the rains fall without a break the year around. The presence or absence of the winter trade winds determines the lower or greater total annual rainfall upon which in turn depends the type of forest present in a given area. This indicates that **the details of the distribution of many birds in our area ultimately depend upon the trade wind regime of northwestern Colombia.**

### III. ON NONFOREST BIRDS OF THE URABÁ AND NORTHERN CHOCO REGIONS

Northwestern Colombia has been covered originally by continuous forests grading from Dry Tropical Forest in northern Colombia to Moist, Wet and Pluvial Forests along the Pacific coast of western Colombia. The only climax nonforest areas were extensive grass and palm swamps stretching on either side of the lower Atrato River and around large lagoons of this broad valley. These habitats are still today unaltered and their characteristic bird fauna most probably reached the Atrato Valley in prehistoric times before the burning and clearing of the forests changed the vegetation cover of northern Colombia. Some of the "old" resident species of the swamps of the lower Atrato Valley are *Chauna chavaria*, *Vanellus chilensis*, *Laterallus exilis*, *Fluvicola pica*, *Arundinicola leucocephala* and *Agelaius icterocephalus*.

Another group of nonforest birds of the Urabá region are young arrivals of the last 200 years. They have followed a narrow stretch of cleared lowland along the Caribbean coast from the open Magdalena and Sinú Valleys. The completion of the gravel road from Medellín and Dabeiba to Turbo at the Gulf of Urabá some 15 years ago has favored additional clearing along its course and opened a new route for nonforest birds to advance into the Urabá region. However, these clearings are normally not wider than 1 to 3 kilometers on either side of the road. Much larger clearings have appeared only recently between Chigorodó and Turbo close to the southeastern shore of the Gulf of Urabá. The continued deforestation may eventually provide a connection of the nonforest areas of eastern Panamá and northwestern Colombia. However, immense forests still cover today the lower Atrato Valley and the mountainous country along the Pacific coast, on the slopes of the Western Andes and in the upper Sinú Valley. Nonforest species that have reached the Urabá region from northern Colombia to the east probably very recently include *Bubulcus ibis*, *Milvago chimachima*, *Gampsonyx swainsoni*, *Columbina talpacoti*, *Leptotila verreauxi*, *Crotophaga ani*, *Tapera naevia*, *Leistes militaris*, *Volatinia jacarina*, etc. (these species were observed near Turbo and along the road south to Mutatá). *Caprimulgus maculicaudus* inhabits open cattle country near Sautatá on the west bank of the lower Atrato River (Haffer, 1959) and may belong to the group of recent arrivals as well as *Ortalis g. garrula* which is still very rare around the clearings of the Turbo region.

#### IV. DATA ON BREEDING AND MOLTING

Nothing is known on the breeding and molting seasons of the birds of northern Colombia, except for isolated scattered records in the literature. The extensive data collected in other parts of northern South America and southern Central America have been ably summarized by Snow & Snow (1964). These authors show that most breeding takes place in the first half of the year with a marked peak in April—June. On the other hand molting is most widespread in the latter half of the year and is at its height, in Trinidad at least, during the months July—October with a peak in August.

The following paragraphs summarize the data on breeding and molting derived from the material collected at Mutatá from 4 to 16 August:

1. The following species were found to be in full wing and tail molt: *Gampsonyx swainsoni*, *Falco ruficularis*, *Piaya cayana*, *Trogon viridis*, *Galbula (r.) melanogenia*, *Malacoptila panamensis*, *Pteroglossus (t.) sanguineus*, *Xiphorhynchus erythropygius*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Dysithamnus puncticeps*, *Myrmeciza exsul*, *Thamnophilus punctatus*, *Colonia colonus*, *Myiarchus ferox*, *Myiozetetes cayanensis*, *Myiobius barbatus*, *Campylorhynchus albobrunneus*, *Chlorothraupis olivacea*, *Mitrospingus cassinii*, *Tachyphonus delatrii*, *Pitylus grossus*.

2. Immature birds as determined from their unossified skull were collected of the following species: *Xiphorhynchus erythropygius*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Hylophylax naevioides*, *Dysithamnus puncticeps*, *Myrmotherula fulviventris*, *Myrmeciza exsul*, *Pipra coronata*, *Henicorhina leucosticta*, *Thryothorus thoracius*, *Neochelidon tibialis*, *Chlorophanes spiza*, *Dacnis cayana*, *Cyanerpes caeruleus*, *Leistes militaris*.

3. In the following species the gonads were found to be enlarged (the size of the testes is indicated in millimeters): *Gampsonyx swainsoni* ( $8 \times 4$ ), *Buteo nitidis* ( $7 \times 4$ ), *Columba goodsoni* ( $7 \times 4$ ), *Hyloctistes subulatus* ( $11 \times 6$ ), *Pachyrhamphus cinnamomeus* ( $6 \times 4$ ), *Manacus vitellinus* ( $6 \times 3$ ), *Chloropipo holochlora* (follicle of 7 mm diameter in oviduct), *Myiobius barbatus* ( $6 \times 3$ ), *Todirostrum cinereum* ( $3.5 \times 2$ ), *Microbatas cinereiventris* ( $6 \times 4$ ), *Chlorothraupis olivacea* ( $6 \times 4$ ), *Tachyphonus delatrii* ( $6 \times 4$ ), *Sporophila minuta* ( $7 \times 5$ ), *Sporophila americana* ( $8 \times 6$ ), *Ramphocelus (fl.) icteronotus* ( $9.5 \times 6.5$ ), *Tangara johannae* ( $7 \times 6$ ).

The high percentage of species molting and/or of which immature individuals were collected is obvious from the above lists. This indicates that for the majority of the species the breeding season terminated about the month of June and August falls into the molting season. This is in agreement with the findings in other regions of northern South America (see above). The specimens with enlarged gonads indicate that breeding is taking place in at least some species, particularly those of open or semiopen habitats. Only several specimens of a few forest species had enlarged gonads (*Columba*, *Hyloctistes*, *Chlorothraupis* and *Chloropipo*).

## V. ANNOTATED LIST

*Crypturellus (cinereus) berlepschi* Rothschild

The characteristic song of a tinamou somewhat resembling that of the Thicket tinamou, *C. soui*, was heard frequently inside the forest southwest of Mutatá. Unfortunately I did not obtain specimens but got only once a glimpse of a darkgray tinamou crossing the forest trail. I strongly assume this bird to be the trans-Andean form of *C. cinereus* which has been collected near Villa Arteaga, 15 kilometers north of Mutatá (B a k e, 1955). This is a typical Chocó form which is at its northern range limit near Mutatá. I have never encountered it farther north in the Urabá region.

*Gampsonyx swainsoni leonae* Chubb 1 ♂

A bird of the open Caribbean lowlands of Colombia which advanced southward into the forested middle Magdalena Valley and into the Urabá region following large clearings in these areas. I have taken previously a specimen of this small hawk near Turbo (H a f f e r, 1959).

*Ortalis garrula* Humboldt

The Chachalaca inhabits thickets and secondary forest of the north-Colombian lowlands and has advanced into the Turbo area recently (H a f f e r, 1967 d). Probably it did so by following the cleared country along the Caribbean coast rather than by crossing over the Serranía de Abibe from the upper Sinú Valley. As I was informed during a visit in July 1966 the bird is still unknown in the Rio Verde Valley which is heavily forested with only scattered small clearings. I have encountered this Chachalaca in small groups at the Cope river and near Currulao, a short distance to the north and south of Turbo, respectively. However, it has not yet occupied the clearings along the road farther south near Chigorodó and Mutatá. When viewed from the foothills of the Serranía de Abibe the lowlands west of the Turbo road (around the isolated Cerro de Cuchillo) and due south of the Gulf of Urabá are covered with immense uninhabited swampy forests. These forests and the westwardly adjoining open swamps separate today the *garrula* group of this species from the Central American *cinereiceps* group which advanced eastward to the Atrato River (V a u r i e, 1965; H a f f e r, 1967 d).

*Columba goodsoni* subsp. 1 ♂  
(deposited at the Acad. Nat. Sci., Philadelphia)

This is a fully adult male in breeding condition (testes 7×4 mm). Because of its unusual plumage color and large size I mailed this dove to R. M e y e r d e S c h a u e n s e e, Philadelphia, who kindly compared it with more material from western Colombia. He writes me: "It differs from Chocó specimens by being larger, the underparts much more overlaid with grey. The crown considerably darker and the upper surface more liver

color, less tinged with reddish. It probably belongs to a new subspecies." Measurements are wing 161, tail 116, bill 13 mm.

The bird was quite common southwest of Mutatá where the three-syllable call "hoo-goo-gooo" was heard from everywhere in the forest on sunny mornings. Unfortunately I obtained only the above specimen as the bird was rather shy and stayed high up in the trees.

*Columba goodsoni* is a typical Chocó element and was known north only to the Baudó mountains. Like a number of other species it ranges along the humid base of the Western Andes north to Mutatá. However, I have never met this conspicuous dove anywhere in the Urabá region to the north and believe it to be separated by a wide gap from its Central American representative *C. nigristrois* which inhabits both slopes of the Tacarcuna mountain west of the Gulf of Urabá (Wetmore, 1965) and other mountains of eastern Panamá.

*Pionopsitta (haematotis) pulchra* Berlepsch

1 ♂, 1 ♀

This is also a typical Chocó form ranging along the Pacific coast north only to the Baudó mountains but reaching Mutatá on the eastern side of the Atrato Valley. The specimens taken at Mutatá are perfectly typical and do not show any approach towards the Central American *P. haematotis coccin-collaris* which has advanced into the Urabá region (Haffer, 1967 d). A gap approximately 100 kilometers wide separates both these forms which may be treated as semispecies rather than subspecies of *P. haematotis*.

*Piaya cayana thermophila* Sclater

1 ♂

Abdomen and crissum are darkgray, the undertail coverts black. The bird resembles three specimens of *thermophila* from the western shore of the Gulf of Urabá which are in many respects intermediate between the paler race *mehleri* of northern Colombia and the dark form *nigricrissa*, ranging in the central and southern part of the country. A bird from Alto Bonito, 25 kilometers south of Mutatá, was referred to *nigricrissa* by Chapman (1917). A color cline exists from *nigricrissa* of the Pacific coast over *thermophila* of the Urabá region to *mehleri* of the Mulatos-Sinú region to the northeast.

*Trogon melanurus macroura* Gould

The absence of this trogon from the area around Mutatá and south along the road to Alto Bonito was very surprising. It is a common bird in the entire Urabá region and was found near Pavarandocito only 10 kilometers northwest of Mutatá (Haffer, 1967 d). It is not likely to be overlooked on account of its loud advertising "song".

*Trogon melanurus macroura* was reported by Todd (1943), Zimmer (1948), and de Schauensee (1948—52) as ranging south along the Pacific coast and in the Atrato Valley to the Rio Jurubidá and Quibdó, respectively. There can be no doubt as to the identity of the birds from the Rio Jurubidá (one male, one female) which were compared by Mr. de Schauensee



(*in litt.*) and which Zimmer (1948) had used for his studies. On the other hand, the bird from Quibdó probably does not represent this species at all. Upon my request Dr. Kenneth Parkes (*in litt.*) very kindly examined this specimen which was collected by M. A. Carriker, Jr. in the environs of Quibdó. It is preserved in the collections of the Carnegie Museum, Pittsburgh, and was referred by Todd (1943) to *T. melanurus macroura*. "It is an immature male, which has almost finished the molt of body feathers. It is very clearly not *T. comptus*. I have compared it with males in similar plumage of various species and subspecies, and have decided that it is *probably* a specimen of *T. massena australis* . . . . . This bird has the ear covert region green rather than black, fitting Zimmer's description. There is no sign of a white chest band [which appears early in life in *T. m. melanurus* and *T. m. macroura*] . . . In the pattern of the juvenile wing and tail feathers . . . the male in question is closer to *T. m. massena* than to either race of *melanurus*" (Dr. K. Parkes, *in litt.*)

It is obvious from the above data that the bird from Quibdó does not belong to *T. melanurus macroura*, which is common in northern Colombia, including the lower Atrato Valley, and in eastern Panamá. I have collected this form south to the Rio Truandó and the Rio Napipi (Haffer, 1967d), and it ranges along the Pacific coast south at least to the Rio Jurubidá. Like many other species *T. m. macroura* seems to be absent from the extremely humid middle and upper Atrato Valley and the rugged, mountainous country to the west and east of this river. The statements by de Schauensee (1948—52, and 1966) and Haffer (1967a, with map) as to the distribution of *T. melanurus macroura* in western Colombia should be corrected accordingly.

The west Colombian *T. massena australis* was known north to the San Juan Valley. It now appears that its range extends farther north, at least to Quibdó on the upper Rio Atrato (see above). It remains unknown whether this form meets *T. melanurus macroura* in the middle Atrato Valley or whether both are separated by a distributional gap.

### *Trogon comptus* Zimmer

This species inhabits hilly and mountainous country of the Pacific lowlands of Colombia (and northwestern Ecuador ?) and probably ranges along the northern foothill zone of the Western Andes to the lower Rio Cauca (map in Haffer, 1967a). I did not find it in the forests covering the level river terraces southwest of Mutatá, but it probably lives in the mountains east of this village. This is shown by a single adult female of *T. comptus* from Alto Bonito, a farm located in the rugged country of the Rio Sucio canyon 25 kilometers south of Mutatá and on the road to Dabeiba. This specimen was reported by Chapman (1917, p. 319) under "*Trogon massena australis*". Later Zimmer (1948, p. 42) described *Trogon comptus* and showed that part of Chapman's material actually belonged to this new species. As the above female was exchanged to Mr. O. Bangs before Zimmer revised this group of trogons the identity of the Alto Bonito bird,

whether *T. comptus* or *T. massena australis*, remained unknown. Upon my request Eugene Eisenmann, New York, and F. Vuilleumier, Cambridge, very kindly examined this specimen which today is in the collection of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge (MCZ-124 960). Although female trogons in this group are extremely similar, both gentlemen agree that the bird is closer to *T. comptus*. The head, chest and tail are very sooty and darker than in specimens of *T. melanurus macroura* and *T. massena australis*. "The specimen measures wing 164, tail 131 mm, which certainly agrees best with *comptus*, particularly in the short tail (rather slightly worn) . . . the shafts of the tail feathers are blackish as in all our female *comptus* and unlike *T. massena hoffmanni* (which have these brownish); the lower mandible and basal lower part of the maxilla is very pale (probably yellow in life), unlike the more reddish color in *hoffmanni*. In only one feature does it seem to disagree with Zimmer's characterization of female *comptus*: there is distinct freckling on the upper wing-coverts and outer margins of the secondaries and 'tertials'—quite as much as in some examples of *T. massena hoffmanni*. On the other hand, there is no freckling on the outer margin of the outer webs of the lateral rectrices, which *hoffmanni* females almost invariably show. One of the females in the original series of *comptus* (from La Frijolera) shows freckling (but very faintly) on the secondaries, so very possibly the five females (one borrowed from Philadelphia) which Zimmer had available in describing *comptus* did not represent the full range of variation in extent of freckling. The specimen from Alto Bonito agrees much better with our *comptus* than with the females of either *australis*, *macroura* or *hoffmanni*, so, although it does not wholly correspond with Zimmer's diagnosis of his new form, I would tentatively place it there, especially as the range seems correct" (E. Eisenmann, *in litt.*). It may be added that the only undoubted female of *comptus* available to me in Bogotá also shows slight freckling on the outer margin of the secondaries and "tertials", thus corroborating E. Eisenmann's remarks as to the variation in extent of freckling in this species. This specimen even shows very slight freckling on the outer margin of the outermost pair of rectrices which is often seen in the females of *hoffmanni* and *australis*.

*Galbula (ruficauda) melanogenia* Sclater

2 ♂♂, 3 ♀♀

A common bird around Mutatá where I have seen it frequently in thickets bordering forest or inside the forest itself. North of Mutatá it is confined to the foothill zone of the Serrania de Abibe east of the Turbo road and becomes quite rare.

*Pteroglossus (torquatus) sanguineus* Gould

1 ♀

This form has advanced north into part of the Urabá region and hybridizes with *P. t. torquatus* along narrow zones of secondary contact east and west of the Gulf of Urabá (Haffer, 1967a). Several groups of this toucan were seen near Mutatá where it is not rare.

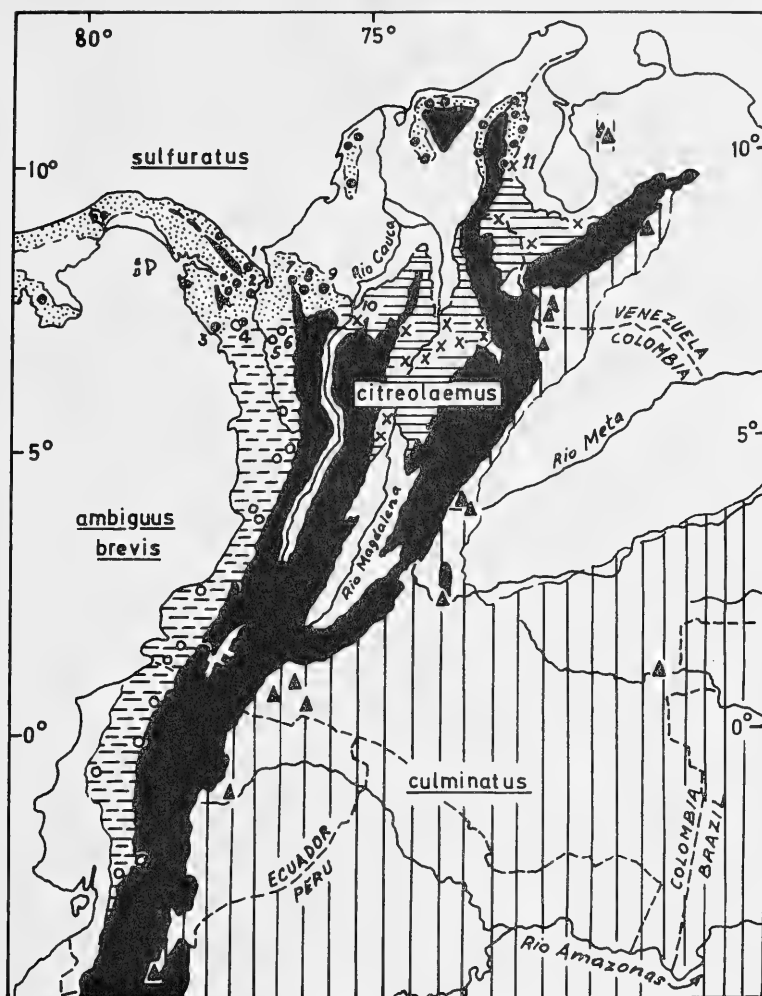


Fig. 3: Distribution of members off the *Ramphastos vitellinus* superspecies in north-western South America.

After Aldrich, 1937; Bond & de Schauensee, 1944; Eisenmann, 1952; Griscom, 1929, 1932; Haffer, 1959; Haffer & Borrero, 1965; Phelps & Phelps, Jr., 1958; de Schauensee, 1948—1952, and Chapman, 1926.

The range of *R. sulfuratus* probably was more continuous in northern Colombia during pre-Colombian times. It should be noted that hybrids are reported between *R. (v.) citreolaemus* and *R. (v.) culminatus* in western Venezuela (E. Eisenmann in de Schauensee, 1966). Elevations over 1000 meters are in black.

**Key:** Vertical lines and triangles, *Ramphastos (vitellinus) culminatus*; horizontal lines and crosses, *R. (v.) citreolaemus*; dashed area and open circles, *R. ambiguus brevis*; dotted area and solid circles, *R. sulfuratus*.

**Numbered localities:** 1, Rio Tanela; 2, Sautatá; 3, Rio Juradó; 4, Rio Salaquí; 5, Murindó; 6, Mutatá; 7, Quimari; 8, Rio Naín; 9, Quebrada Charrura (Upper Rio San Jorge Valley); 10, Puerto Valdivia; 11, Upper Rio Negro Valley.

*Ramphastos ambiguus brevis* de Schauensee

1 ♂

Measurements are wing 210, tail 154, bill 151.4 mm, testes  $7 \times 3$  mm. This adult male is at the upper size limit of *brevis*.

*Ramphastos a. brevis*, a typical Chocó form, is confined to the Pacific lowlands of western Colombia and northwestern Ecuador (Figure 3). It is sympatric throughout this area with the exceedingly similar, though somewhat larger, *Ramphastos swainsonii*. The range of the latter species includes the entire Urabá region where it is quite common (Haffer 1967d), and extends eastward in the humid middle Magdalena Valley and northward through Panamá and Costa Rica into Honduras. In contrast to *R. swainsonii*, the smaller *R. ambiguus brevis* is missing in Central America<sup>1)</sup> and in northwestern Colombia, including the Urabá region, where its place seems to be taken by the similar sized *Ramphastos sulfuratus*, which possesses a very differently colored bill. Both these latter species replace each other abruptly in the lower Atrato Valley, *R. a. brevis* being known north to Murindó and Mutatá, and *R. sulfuratus* south to the Rio Juradó. The only area where both have been taken is along the Rio Salaquí (Figure 3, no 4). This, however, does not prove sympatric breeding of the two species but simply denotes the area of contact.

*Ramphastos sulfuratus* is widely distributed in Central America, north to Honduras, and in northern Colombia. In the latter area I have found it in Moist and Dry Forests east to the upper San Jorge Valley and in the coffee forests of the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast (Haffer & Borrero, 1965). *R. sulfuratus* also inhabits suitable forests and shaded plantations in the Santa Marta region and has advanced into northwesternmost Venezuela. In this country it is confined to the lowlands along the foot of the northernmost part of the Sierra de Perijá. This species inhabits comparatively dry forests and overgrown plantations in quite populated areas of northern Colombia, although it is also common in undisturbed humid forests of Central America and around the Gulf of Urabá. The forests of the Urabá region appear to be ecologically very similar to those of the humid middle Magdalena Valley and of the Maracaibo basin. I can see no ecological reason why *R. sulfuratus* should not inhabit these latter areas. For this reason I assume that ecologic competition with *R. (vitellinus) citreolaemus* prevents *R. sulfuratus* from advancing south into the middle Magdalena Valley and into the Maracaibo Basin. *R. (v.) citreolaemus* inhabits the forested lowlands mentioned above which are not occupied by *R. sulfuratus*.

<sup>1)</sup> The only record from Central America goes back to Ridgway (1914, p. 339; see also Griscom, 1935) who reported an adult female from the Canal Zone. It should be noted that the measurements of this bird given by Ridgway (*l. c.*) are larger than those of *R. a. brevis* from western Colombia (Chapman, 1917, p. 329) and would suggest *R. swainsonii* which is common in Panamá. If the bird was determined correctly, it may have been brought to the Canal Zone from the Chocó region of western Colombia. In view of the fact that *R. ambiguus brevis* was never found in Panamá during later years (E. Eisenmann, pers. comm.) the above record apparently cannot be accepted as valid.

Both these species come in contact in the Rio Negro Valley, on the eastern slope of the northernmost Sierra de Perijá (Figure 3, no 11). I have compared typical specimens of both forms from this locality in the Phelps collection, Caracas. They show that introgression or hybridization between these species does not occur. The exact location of the area of contact of the two forms west of the lower Rio Cauca, where *R. (v.) citreolaemus* has been collected, and east of the San Jorge Valley, where I have taken *R. sulfuratus*, is not yet known<sup>2</sup>).

It appears that these two species have reached reproductive isolation but remained sufficiently competitive to hold each other off (see Haffer, 1967b, for further examples of geographic replacement in northern Colombia, possibly due to ecologic competition).

Historically, we may assume that *R. ambiguus brevis* and *R. sulfuratus* represent strongly differentiated, early, trans-Andean isolates of the Amazonian *R. proto-culminatus*. They may have originated in the Chocó Refuge and in the Caribbean Central American Refuges, respectively (Haffer, 1967a). The Central American *R. sulfuratus* probably advanced eastward into northern Colombia and, by occupying the Urabá region, may have prevented a northward directed range extension of the west Colombian *R. ambiguus brevis*. The eastward advance of *R. sulfuratus*, in turn, was apparently checked by *R. (v.) citreolaemus* in northern Colombia and north-western Venezuela. The latter form possibly originated in the Catatumbo Refuge (Haffer, 1967b) and occupied the Magdalena Valley before *R. sulfuratus* could do so. I assume that the above allies replace each other today more or less in the area where they met in the recent geologic past.

In contrast to *R. ambiguus brevis* the larger *R. swainsonii*—which may be a trans-Andean representative of the Amazonian *R. tucanus* superspecies—was able to extend its range from the Chocó Refuge area into the middle Magdalena Valley and into Central America, as it did not encounter closely related geographical representatives in these areas.

*Celeus loricatus mentalis* (Cassin)

1 ♂

Because of the almost complete absence of black barring of the upperparts this bird must be referred to *mentalis*. It shows only a few scattered black spots on the wing coverts and several incomplete bars towards the tips of the secondaries.

It is surprising to find the northern Urabá form at Mutatá rather than the heavily barred *C. l. loricatus* of the Chocó region which has been taken at Alto Bonito and at the lower Rio Cauca (Chapman, 1917). More material is needed to confirm the subspecific identity of the Mutatá population as the barring of the upperparts is subject to pronounced variability in this species. Moreover the above male was collected from a mixed bird party and may have been a straggler from farther north.

<sup>2</sup>) I doubt the validity of my sight records of *R. (v.) citreolaemus* from the Urabá region (Haffer, 1959).

*Xiphorhynchus erythropygius aequatorialis* (Berlepsch & Taczanowski)

2 ♂♂, 1 ♀

R. Meyer de Schauensee, Philadelphia, kindly compared one of these specimens with more material from western Colombia and found it to agree "quite well with our specimen of *aequatorialis* and I think it should be referred to that race" (de Schauensee, *in litt.*).

This species is rather common in the Pacific lowlands of Colombia and Ecuador from the Baudó mountains south, but is very rare in the less humid Urabá region where I have never found it. The only record from this area (Rio Truandó) was referred to the Panamanian *X. e. insolitus* (Chapman, 1917; de Schauensee, 1948—52).

*Hyloctistes subulatus cordobae* de Schauensee

1 ♂, 1 ♀

Both birds are paler underneath than three specimens from Guapi on the Pacific coast of SW-Colombia; the female shows pronounced dusky margins to the feathers of the throat and upper breast unlike the male in which these parts are rather plain. The birds are not entirely typical for the northern race *cordobae* and show some approach to *assimilis*. In size they are also intermediate (wing, ♂, ♀, 87.5, 83, tail 66.5, 66, culmen from base 24, 23.5). De Schauensee (1960) noted the intermediate position of the population inhabiting the Baudó mountains. Probably a rather gentle cline of this species is found along the lower Atrato Valley.

*Dysithamnus puncticeps intensus* Griscom

6 ♂♂, 2 ♀♀

This bird was quite common in the understory of the forests near Mutatá. It occurs from here south along the Pacific lowlands with numerous specimens on record (de Schauensee, 1948—1952) and also along the northern foothill zone of the Western Andes to the lower Rio Cauca. However, it is apparently missing or at least very rare in the less humid Urabá region where I have never encountered it. Carriker (1955) also failed to find it along the western shore of the Gulf of Urabá.

*Myrmotherula fulviventris fulviventris* (Lawrence)

2 ♀♀

The more intensively colored underparts of these birds serve to distinguish them from *M. f. salmoni* of the upper Sinú and lower Cauca regions to the northeast.

*Gymnopithys leucaspis bicolor* (Lawrence)

1 ♂

This bird is referred to *bicolor* on the authority of Chapman (1917) who found three specimens from Alto Bonito, 25 kilometers south of Mutatá, to be typical of this subspecies. However, in the above bird the crown is faintly chestnut and contrasts only very weakly with the darkbrown back. This may indicate intergradation with the southern form *daguae* in the Mutatá-Alto Bonito region. The species was common in the forests southwest of Mutatá.

*Formicarius analis* — *Formicarius nigricapillus*

From personal experience with *F. analis* in the Urabá region I considered the undisturbed forests around Mutatá highly suited ecologically to this bird. Instead, the complete absence of either of the two closely allied species around Mutatá and south to Alto Bonito was most surprising. West of the Rio Atrato I found *F. analis* south to the Rio Napipí; east of this river I heard it commonly along the Saisa trail and collected one specimen at the Rio Chigorodó (fig. 4). However, I failed to notice the bird at the Rio Imamadó, in the Rio Uva and Murri Valleys, and around Mutatá. It is unlikely that I should have overlooked this species, although of course I cannot deny the possibility that it will eventually be found at some of these localities.

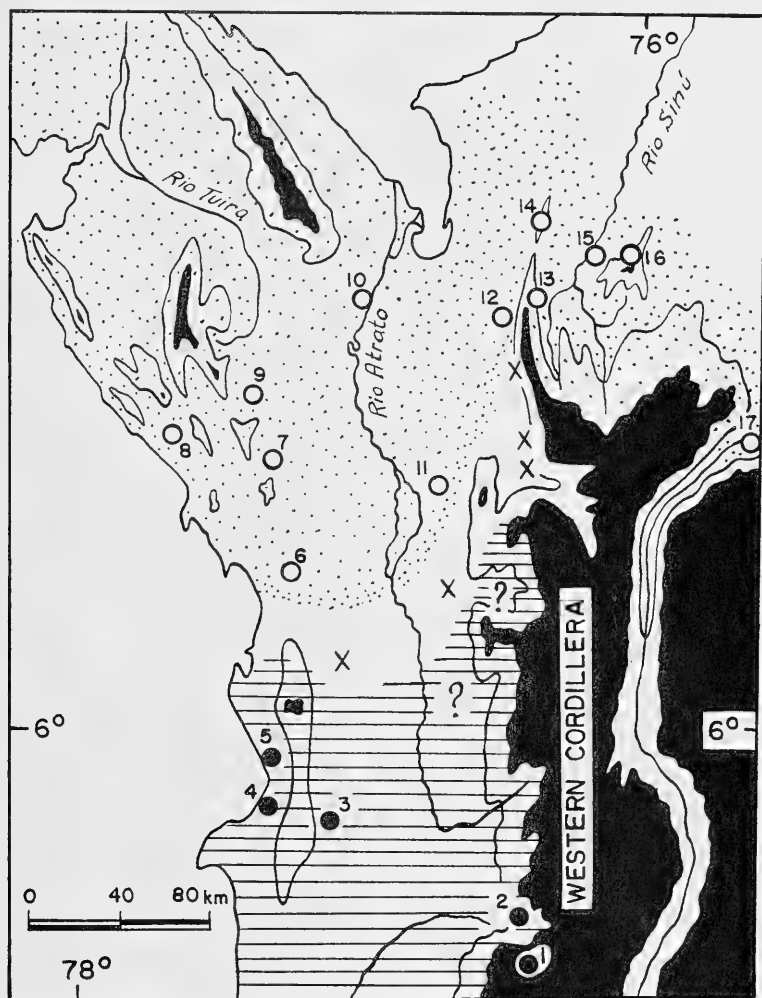


Fig. 4: Distribution of *Formicarius analis* (open circles) and *Formicarius nigricapillus* (full circles) in northwestern Colombia.

Explanation: Crosses indicate localities where neither species has been found by the author. These localities are from north to south Rio Imamadó, Mutatá,

Alto Bonito, Rio Murri, Rio Uva. Elevations over 1000 meters are in black, the 500 meter contour line is a smooth curved line. List of localities (after de Schauensee, 1948—52, if not stated otherwise):

*F. nigricapillus destructus*: 1 La Selva, 2 Santa Cecilia, 3 Rio Baudó, 4 Nuquí, 5 Rio Jurubidá.

*F. analis panamensis*: 6 Rio Napipí (Haffer, 1967 d), 7 Rio Truandó (Haffer, 1967 d), 8 Rio Juradó, 9 Rio Salaquí, 10 Sautatá, 11 Murindó, 12 Rio Chigorodó (Haffer, 1967 d), the record from the "Upper Rio Atrato" (Chapman, 1917, p. 390) is based on a specimen collected by Mrs. Kerr. I have examined this bird at the American Museum of Natural History, New York (no. 126940). Its original label reads: "Female, low bushes, Atrato, Colombia, S. A.; Dec. 18, 1909, E. L. Kerr". In contrast to Chapman (l. c.) I strongly suspect that the bird was taken in the lower Atrato Valley where this species is known to occur and where Mrs. Kerr has collected extensively.

Specific localities in the Darién region of eastern Panamá are not indicated on the map. While visiting the American Museum of Natural History, New York, I examined specimens from the following places: Cape Garachiné, El Real, Capetí River, Cituro, Boca de Cupé, Tapalisa, and Mt. Tacarcuna (4000 feet).

*F. analis saturatus*: 13 Saisa Creek, Rio Verde (commonly heard, Haffer), 14 Quimari, 15 Frasquillo (Haffer, 1967 d), 16 Murucucú, 17 Puerto Valdivia (the bird also advanced southward into the Cauca valley where known from Riofrio; possibly no more found in this deforested valley today).

The northernmost records of *F. nigricapillus* are from Nuquí and the Rio Jurubidá, but it is assumed to range farther north along the base of the Western Andes. The data at hand indicate that both species possibly are separated by a distributional gap which may be 50 to 80 kilometers wide. The range limits of both species seem to be determined by the steep environmental gradient found in the Atrato Valley with *F. analis* restricted to the area of less than 4000 millimeters of rain per year, while *F. nigricapillus* appears to require a habitat with over 5000 millimeters rain/year (fig. 2 & 4).

#### *Grallaria fulviventris barbacoe* (Chapman)

This species is common around Mutatá and Alto Bonito where I have heard a total of 12 individuals during my stay of two weeks. However, I was unable to collect even one due to their extremely elusive habits. The subdued song consisting of a series of 8 to 10 clear notes rising in pitch and somewhat increasing in loudness towards the end was heard from dense, tangled, broad leafed thickets along forest borders (plate I, fig. 1) and valleys of small creeks in the forest. It appears that this species is common in the Chocó region (despite the lack of records) but very rare in the less humid Urabá region where I have encountered it only twice (Haffer, 1967 d).

#### *Grallaria perspicillata periophthalmica* Salvin & Festa 1 ♀

This bird is referred to the Chocó form *periophthalmica* on the basis of the black and fulvous streaks on the breast and the rather intensively colored back, although the center of the throat is whitish rather than pale fulvous as in a bird from the Rio Truandó (Haffer, 1967 d).



*Carpodectes hopkei* Berlepsch

This unmistakable snowy white bird was observed once on a tall tree in the forest southwest of Mutatá.

*Pipra erythrocephala erythrocephala* (L.) 12 ♂♂, 1 ♀

The bird is common around Mutatá where I have seen several groups of displaying males in the forest southwest of this village. Besides the above series a single male was collected near the bridge of the Turbo road over the Rio Piedras Blancas, 10 kilometers south of Mutatá.

*Pipra mentalis minor* Hartert 2 ♂♂, 1 ♀

This is the northernmost record of the species in the lower Atrato Valley. See Haffer (1967b) for a detailed account of the distribution and probable interrelationship of this and the preceding species.

*Machaeropterus regulus* — *Allocotopterus deliciosus*

The Striped and Club-winged Manakin inhabit the humid foothill zone of the northern Andes from the lowland base to about 1500 meters. *A. deliciosus* seems to be centered somewhat higher up on the western slope than *M. regulus* but was also encountered at such lowland localities as Quevedo and Cachabí in northwestern Ecuador and at La Guayacana of southwestern Colombia (fig. 5). *M. regulus* is a bird of the Amazonian basin and ranges around the northern tip of the Eastern Andes into the humid middle Magdalena Valley and to the Western Cordillera where it is restricted to the foothills. I have never found this bird in the forested lowlands around the Gulf of Urabá, although it is probably present on the mountain slopes east of Mutatá. The species is known south along the base of the Western Andes to Santa Cecilia (fig. 5, SC). It would be most interesting to find out the interrelationship of *M. regulus* and its allopatric representative *Allocotopterus deliciosus* which ranges along the Pacific slope from Queremal (fig. 5, Qu) into northwestern Ecuador. Both species probably meet somewhere between Santa Cecilia and Queremal which localities are 200 kilometers apart.

A display of the male of *Allocotopterus deliciosus* has been described recently by Willis (1966). On the other hand, displays of the Colombian forms of *Machaeropterus regulus* are not yet known. It seems pertinent, therefore, to record here the reliable description of what appears to be the "dance" of *M. regulus antioquiae* of western Colombia. Mr. Luis Orozco, preparator of the Museo de Historia Natural, Popayán, has met this species at Santa Cecilia (see above) on a collecting trip with Mr. Kjell von Sneidern and describes the display as follows: the bird was sitting on a tiny horizontal twig in the forest at about eye level. Suddenly it jumped up about 20 centimeters lifting the more or less closed and vibrating wings somewhat over its back and alighted on the spot from where it had left.

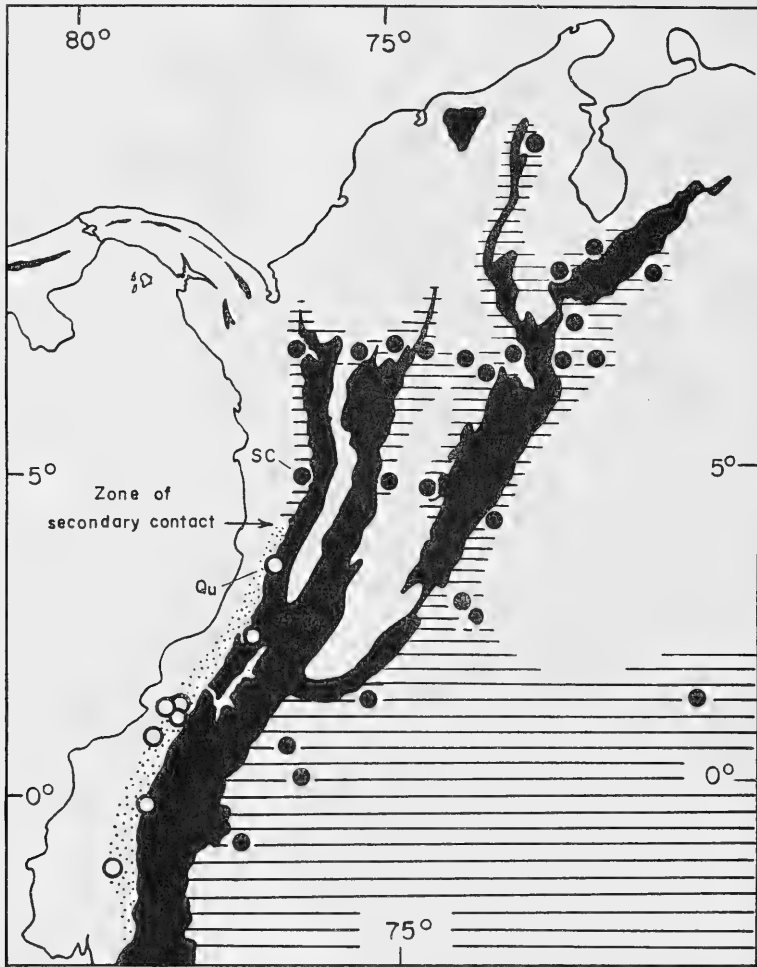


Fig. 5: Distribution of *Machaeropterus regulus* (full circles) and *Allocotopterus deliciosus* (open circles) in Colombia and Ecuador.

After de Schauensee, 1948—1952, 1951; Phelps & Phelps, Jr., 1963; Olivares, 1964; Willis, 1966; SC — Santa Cecilia; Qu — Queremal; elevations over 1000 meters are in black.

During this performance an insect-like buzzing sound “bezzzzz” was heard. The display was repeated several times. Should this observation be confirmed by other students it would show important differences between the displays of the west-Colombian and Brazilian populations of *M. regulus*. In the latter forms Sick (1959) observed displaying males on slender vertical twigs with their bills open and heard buzzes that lasted 5 to 20 seconds!

The study of *M. regulus* and *Allocotopterus deliciosus* in the region of secondary contact would be of particular significance in view of their strict allopatry (competitive exclusion?) and the possibility that both may have to be considered congeneric (Hellmayr, 1929).

*Chloropipo holochlora suffusa* Griscom 1 ♀ (deposited at the Acad. Nat. Sci., Philadelphia)

The bird was nesting and had a large follicle of 7 mm diameter in the oviduct. R. Meyer de Schauensee, Philadelphia, has examined this specimen and writes me: "It is darker and more olive than our specimen of *litae* and agrees well with the description of *suffusa*. Although we have no specimens of the latter to compare your specimen with, I would not hesitate to refer it to *suffusa*". This race is new to the Colombian list.

*Sapayoa aenigma* Hartert 1 ♀

A typical Chocó element which has extended its range eastward into the upper Sinú region.

*Sayornis nigricans angustirostris* Berlepsch & Stolzmann

This species was frequently observed along steep rocky river banks in the upper Rio Sinú Valley (Rio Nain, Rio Verde), and near Mutatá along the Rio Sucio where the banks form cliffs over 15 meters high.

*Mitrephanes phaeocercus berlepschi* Hartert 1 ♂

This bird is similar to an adult male from Alto Bonito described by Chapman (1917, p. 472). Its identification was kindly confirmed by Eugene Eisenmann, New York.

The species is known only in the lower Atrato Valley (Munguidó, Alto Bonito) but reoccurs in western Ecuador. Other examples of species which avoid the extremely humid portion of the central Chocó region but occur north and south of it are discussed elsewhere (Haffer, 1967d).

*Rhynchocylus brevirostris pacificus* Chapman 2 ♂♂, 1 ♀

These specimens are perfectly typical of this Chocó form (as was kindly confirmed by E. Eisenmann, New York, *in litt.*) and do not show any approach toward *R. olivaceus bardus* taken only 10 kilometers to the northwest at Pavarandocito. See Haffer (1967b) for a detailed discussion of the distribution of these closely allied species.

*Neochelidon tibialis minimus* Chapmann 1 ♂ (imm.)

This is the first record for the species from the northern Pacific lowlands. The bird is apparently quite rare in the Urabá region where I have never seen it. Large flocks possibly migrating after breeding were frequently observed over the forest and along forest borders near Mutatá.

*Campylorhynchus albobrunneus harterti* (Berlepsch) 1 ♀

Several pairs of this white forest wren were observed southwest of Mutatá. The species ranges north along the Serranía de Abibe to the Saisa trail, but appears to be separated from its ally *C. zonatus* by a distributional

gap (Haffer, 1967 d). A highly unstable (hybrid) population, *C. albobrunneus aenigmaticus*, which de Schauensee (1948, 1966) believed to be intermediate between *C. albobrunneus* and *C. turdinus*, occurs in southwestern Colombia. However, both these supposed "parent" species are separated by the Andes mountains, *C. albobrunneus* being trans-Andean and *C. turdinus* cis-Andean. It would appear to me that the possibility of hybridization of *C. albobrunneus* with the allopatric *C. zonatus brevirostris* of northwestern Ecuador should not be discarded entirely. The northernmost record of the latter species in northwestern Ecuador is very close to the type locality of *C. a. aenigmaticus* (Sclander, 1964, fig. 33). From the description of the five original specimens (de Schauensee, 1948) it seems that the strange unstable characters of *C. a. aenigmaticus* might be produced by introgression of *zonatus* rather than *turdinus* genes.

*Thryothorus nigricapillus schottii* (Baird) 1 ♂

*Thryothorus thoracicus leucopogon* (Salvin & Festa) 3 ♂♂, 1 ♀

The upperparts of one the males are grayish, in this respect somewhat approaching the race *grisescens* which inhabits the western shore of the Gulf of Urabá.

*Henicorhina leucosticta darienensis* Hellmayr 3 ♂♂, 1 ♀, 2 ○ (imm.)

This wren was very common in the forest around Mutatá. However, I have never found it around the Gulf of Urabá to the north. The cap is pure black in the above series of darkbacked and rather small birds.

*Microcerculus marginatus* subsp.

The characteristic song of this wren consisting of several wistled notes, spaced a few seconds each, was often heard in the forests of the Mutatá region.

*Cyanerpes caeruleus chocoanus* Hellmayr 5 ♂♂, 3 ♀♀

Besides the birds collected many more were observed around Mutatá. The bird is much less common in the Urabá region to the north.

*Chlorophanes spiza arguta* Bangs & Barbour 2 ♂♂, 1 ♀

These birds are typical for the northwest-Colombian race, the female being less yellow and the males less blue than in *C. sp. subtropicalis*.

*Dacnis cayana baudoana* de Schauensee 1 ♂, 1 ♂ (imm.), 1 ♀

These specimens were compared with the dark purple-blue *coerebicolor* of the Magdalena Valley and with the light blue *ultramarina* from the west shore of the Gulf of Urabá. The Mutatá birds are intermediate; because of their clear blue plumage they are referred to *baudoana* rather than *napaea*.

*Dacnis venusta fuliginata* Bangs

4 ♂♂

This species was not rare around Mutatá where it occurred in mixed bird parties. I have never found it in the less humid lowlands around the Gulf of Urabá. The species ranges along the humid northern base of the Western and Central Andes into the middle Magdalena valley without entering the lowlands north of, and away from, the mountains.

*Tangara johannae* (Dalmás)

2 ♂♂, 1 ♀

A typical Chocó element which had been known north only to the Baudó mountains. Like a number of other species it advanced along the more humid base of the Western Andes north to the Mutatá area but is not found in the Napipí-Uva region on the opposite side of the Atrato Valley. I have never encountered this species in the Urabá region.

It was seen along forest borders and on fruiting trees on small clearings in the forest.

*Tangara lavinia lavinia* (Cassin)

3 ♂♂, 2 ♀♀

An interesting competitive relationship possibly exists between this species and *T. gyrola*, of which *T. lavinia* appears to be the geographic representative in the trans-Andean lowlands (Haffer, 1967c).

*Tachyphonus delatrii delatrii* Lafresnaye

6 ♂♂, 3 ♀♀

Family groups of up to 10 birds were quite commonly seen in the forest. The bird was also taken at the Rio Truandó and Rio Uva but is missing in the less humid lowlands around the Gulf of Urabá.

*Heterospingus xanthopygius berliozi* Wetmore

1 ♂, 1 ♂ (imm.)

The adult male is deeper black throughout and has the rump and upper wing-coverts darker and brighter yellow than one male of the nominate form from Quimarí (upper Sinú region) available for comparison. The superciliares are also darker red in the bird from Mutatá which displays all characters ascribed to *berliozi* of the Chocó region of western Colombia (Wetmore, 1965); the bird is identical with another specimen at hand collected along the Rio Anchicayá, east of Buenaventura. The immature bird from Mutatá is molting from the darkgray juvenal dress into the fully black plumage of the adult male.

This species inhabits the humid northern base of the Western and Central Andes and ranges into the Middle Magdalena Valley; it is also found along the Pacific coast north into eastern Panamá (Rio Jaqué) where the comparatively pale population is referred to the nominate form by Wetmore (1965). No record is known so far from the somewhat less humid lowlands in the immediate surroundings of the Gulf of Urabá where I have never found this species. The well-marked Central American representative *H. rubrifrons* probably meets *H. xanthopygius* in Darién (between Mt. Sapo

and the Rio Jaqué) and somewhere along the western shore of the Gulf of Urabá (*rubrifrons* is known from Obaldía close to the Colombian border). It would be interesting to find out the interrelationship of these two forms which are variously interpreted as subspecies of *H. xanthopygius* (Hellmayr, 1936) or as two distinct, though allopatric, species (de Schauensee, 1966).

*Mitrospingus cassinii cassinii* (Lawrence)

1 ♀

The species was surprisingly rare around Mutatá; I have encountered it more commonly in the forests and forest borders of other parts of the northern Chocó and Urabá regions.

*Erythrolhytis salmoni* (Sclater)

1 ♂, 1 ♂ (imm.), 1 ♀

The rare and beautiful Scarlet-and-white Tanager was known from the Baudó mountains southward over the lowlands and foothills into north-western Ecuador. As shown by the specimens from Mutatá its ranges much farther north along the base of the Western Andes and may eventually be found to inhabit the northern base of the Western and Central Andes to the region of its supposed type locality at Remedios. Possibly a similar distribution pattern exists in this tanager as in *Trogon comptus*, *Dysithamnus puncticeps*, *Heterospingus xanthopygius*, etc. which species range around the northern tip of the Western Andes inhabiting the humid base and foothill zone of the mountains without spreading north into the less humid lowlands. In any case, there is no reason to change the type locality of *E. salmoni* (as proposed by Carriker, 1955) until more collecting has been done along the northern slope of the Western and Central Andes.

## VI. APPENDIX

Besides the birds listed above the following species were also collected at Mutatá:

1. Nonforest birds taken from the large clearings around the village: *Buteo nitidus nitidus* (1 ♂), *Falco ruficularis petoensis* (1 ♂, 1 ♀), *Amazilia tzacatl tzacatl* (1 ♂), *Synallaxis brachyura chapmani* (1 ♀), *Myrmotherula surinamensis pacifica* (1 ♂, 1 ♀), *Myiozetetes cayanensis hellmayri* (2 ♀♀), *Myiarchus ferox panamensis* (1 ♀), *Todirostrum cinereum cinereum* (1 ♂), *Troglodytes aedon striaticollis* (1 ♀), *Leistes militaris militaris* (2 ♂♂ imm.), *Sporophila americana chocoana* (1 ♂), *Sporophila minuta minuta* (1 ♂).

2. Forest birds: *Penelope purpurascens aequatorialis* (1 ♂, 1 ♀), *Eurypyga helias major* (1 ♂), *Pionus menstruus rubrigularis* (1 ♀), *Trogon viridis chionurus* (2 ♂♂), *Phaethornis longuemareus nelsoni* (1 ♂), *Malacoptila panamensis chocoana* (2 ♂♂, 2 ♀♀), *Capito maculicoronatus rubrilateralis* (1 ♀), *Phloeocastes melanoleucus malherbii* (1 ♂, imm.), *Dendrocicla fuliginosa ridgwayi* (1 ♂), *Glyphorhynchus spirurus sublestus* (5 ♀♀, 1 ♂), *Thamno-*

*philus punctatus atrinucha* (2 ♂♂, 4 ♀♀), *Myrmotherula axillaris albigula* (1 ♂, 2 ♀♀), *Myrmeciza exsul cassinii* (3 ♂♂, 2 ♀♀), *Hylophylax n. naevio-*  
*ides* (1 ♂), *Pachyramphus c. cinnamomeus* (1 ♂), *Pipra coronata minuscula*  
 (4 ♂♂, 11 ♀♀), *Manacus vitellinus viridiventris* (2 ♂♂, 1 ♀, 1 ○), *Colonia*  
*colonus leuconota* (1 ♂, 1 ♀), *Myiobius barbatus aureatus* (1 ♂, 1 ♀), *Platy-*  
*rinchus coronatus superciliaris* (1 ♂, 1 ♀), *Mionectes olivaceus hederaceus*  
 (3 ♂♂), *Microbates c. cinereiventris* (2 ♂♂, 1 ♀), *Basileuterus rivularis*  
*semicervinus* (1 ♂), *Euphonia xanthogaster chocoensis* (3 ♂♂, 1 ♀, *Euphonia*  
*fulvicrissa omissa* (2 ♂♂), *Euphonia minuta humilis* (1 ♂), *Euphonia lani-*  
*rostris crassirostris* (1 ♂), *Ramphocelus (flammigerus) icteronotus* (1 ♂),  
*Chlorothraupis olivacea* (1 ♂, 2 ♀♀), *Pitylus grossus saturatus* (2 ♀♀).

## VII. SUMMARY

A collection of birds from Mutatá in the northern Pacific lowlands of Colombia shows that a number of characteristic Chocó elements occur along the base of the Western Andes considerably farther north than they do along the Pacific coast on the opposite side of the Atrato Valley. This is probably explained ecologically as the northern portion of the Western Andes prevents the drying winter trade winds from reaching the lowlands along the western base. These winds blow in a southwesterly direction from the Gulf of Urabá into the lower Atrato Valley and reach the northern Pacific coast during the months of December through March, causing a marked dry season. The less humid Dry and Moist Tropical Forests of the trade wind area are ecologically quite different from the Wet and Pluvial Forests found in the region to the south and along the base of the Western Andes where the rains fall without a break the year around.

The high percentage of immature birds and of adults molting wing and tail feathers indicates that the breeding season terminated about the month of June.

*Chloropipo holochlora suffusa* is new to the Colombian list. The single specimen of *Columba goodsoni* probably belongs to an undescribed subspecies. *Ramphastos sulfuratus* and *R. ambiguus brevis*, *Formicarius analis* and *F. nigricapillus* as well as *Machaeropterus regulus* and *Allocotopterus deliciosus* replace each other geographically in western Colombia.

## VIII. BIBLIOGRAPHY

- Aldrich, John W., 1937: Annotated list of birds of the western slope of the Azuero Peninsula; in: Aldrich, John W. & Benjamin P. Bole, Jr.: Birds and mammals of the Azuero Peninsula, Panamá. — Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist. 7, pp. 27—139.
- Amadon, Dean, 1966: The superspecies concept. — Syst. Zoology 15, pp. 245—249.
- Blake, Emmet R., 1955: A collection of Colombian game birds. — Fieldiana, Zoology 37, pp. 9—23.
- Bond, James & Rodolphe Meyer de Schauensee, 1944: The birds, in: Results of the fifth George Vanderbilt expedition. — Acad. Nat. Sc. Philadelphia, monogr. 6.
- Carriker, Melbourne A., Jr., 1955: Notes on the occurrence and distribution of certain species of Colombian birds. — Novedades Colombianas I (2), pp. 48—64.
- Chapman, Frank M., 1917: The distribution of bird-life in Colombia: A contribution to a biological survey of South America. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 36, pp. 1—729.
- 1926: The distribution of bird-life in Ecuador, a contribution to the study of the origin of Andean bird-life. — *Ibid.*, 55, pp. 1—784.
- de Schauensee, R. Meyer, 1948: Two new subspecies of birds from western Colombia. — Not. Naturae 209, pp. 1—4.
- 1948—1952: The birds of the Republic of Colombia. — Caldasia 5 (22—26), pp. 251—1214.
- 1951: Notes on Ecuadorian birds. — Not. Naturae 234, pp. 1—11.
- 1960: A new race of *Hyloctistes subulatus* (Furnariidae) from Colombia. — *Ibid.*, 332, pp. 1—2.
- 1966: The species of birds of South America and their distribution. — I—XVIII, 1—577, Livingston Publ. Co. Narberth, Penna.
- Eisenmann, Eugene, 1952: Annotated list of birds of Barro Colorado Island, Panamá Canal Zone. — Smiths. Misc. Coll. 117 (5), pp. 1—62.
- Griscom, Ludlow, 1929: A collection of birds from Cana, Darién. — Bull. Mus. Comp. Zool. 69 (8), pp. 149—190.
- The ornithology of the Caribbean coast of extreme eastern Panamá. — *Ibid.* 72 (9), pp. 303—372.
- The ornithology of the Republic of Panamá. — *Ibid.* 78, pp. 261—382.
- Haffer, Jürgen, 1959: Notas sobre las aves de la región de Urabá. — Lozania (Acta Zool. Colombiana) 12, pp. 1—49.
- 1967a: Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. — Amer. Mus. Novitates, no. 2294, pp. 1—57.
- 1967b: Some allopatric species pairs of birds in northwestern Colombia. — Auk 84, pp. 343—365.
- 1967c: Interspecific competition as a possible factor in limiting the range of some trans-Andean forest birds. — El Hornero, in press.
- 1967d: On the bird fauna of the Urabá region, NW-Colombia. — Rupicola, in press.
- Haffer, Jürgen & José I. Borrero, 1965: On birds from northern Colombia. — Rev. Biol. Tropical (Costa Rica) 13, pp. 29—53.
- Hellmayr, Charles E., 1929: Catalogue of the birds of the Americas and adjacent islands, *Oxyruncidae* — ... *Phytotomidae*. — Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. 13 (4), pp. 1—258.
- 1936: id., *Tersinidae* — *Thraupidae*. — *Ibid.*, 13 (9), pp. 1—458.
- Hershkovitz, Philip, 1958: A geographical classification of neotropical mammals. — Fieldiana: Zoology 36 (6), pp. 579—620.
- Mayer, Ernst, 1946: History of the North American bird fauna. — Wilson Bull., 58 (1), pp. 3—41.



- Olivares, Antonio, 1964: Adiciones a las aves de la Comisaria del Vaupés (Colombia), II — *Caldasia* 9 (42), pp. 151—184.
- Phelps, William H. & William H. Phelps, Jr., 1958: Lista de las aves de Venezuela con su distribución, parte 1 (No Passeriformes). — *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 19, pp. 1—317.
- — — 1963: Lista de las aves de Venezuela con su distribución, parte 2 (Passeriformes). [Second edition] *Ibid.* 24, pp. 1—479.
- Ridgway, Robert, 1914: The birds of North and Middle America, part VI, pp. 1—882.
- Selander, Robert K., 1964: Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. — *University Calif. Publ. Zoology* 74, pp. 1—259.
- Sick, Helmut, 1959: Die Balz der Schmuckvögel (*Pipridae*). — *J. Ornithol.* 100 (3), pp. 269—302.
- Snow, David W. & Barbara K. Snow, 1964: Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. — *Zoologica* 49 (1), pp. 1—39.
- Todd, Clyde W. E., 1943: Critical notes on the trogons. — *Proc. Biol. Soc. Washington* 56, pp. 3—16.
- Vaurie, Charles, 1965: Systematic notes on the bird family *Cracidae*, No. 4: *Ortalis garrula* and *Ortalis ruficauda*. — *Amer. Mus. Novitates* 2237, pp. 1—16.
- Wetmore, Alexander, 1965: Additions to the list of birds of the Republic of Colombia. — *L'Oiseau et R. F. O.*, 35 No-Special, pp. 156—162.
- Willis, Edwin O., 1966: Notes on a display and nest of the Club-winged Manakin. — *Auk* 83 (3), pp. 475—476.
- Zimmer, John T., 1948: Studies of Peruvian birds No. 53: The family *Trogonidae*. — *American Mus. Novitates* No. 1380, pp. 1—56.

Address of the author:

Dr. Jürgen Haffer

Mobil Oil Corporation

Field Research Laboratory

P. O. Box 900

Dallas, Texas 75221, U. S. A.

## Explanation of Plate I

Fig. 1, 2 and 3: Wet Tropical Forest three to five kilometers southwest of Mutatá, Dep. Antioquia, northwestern Colombia, where most of the collecting was done.

1



2



3





MAR 21 1968

# VERÖFFENTLICHUNGEN

HARVARD  
UNIVERSITY

der

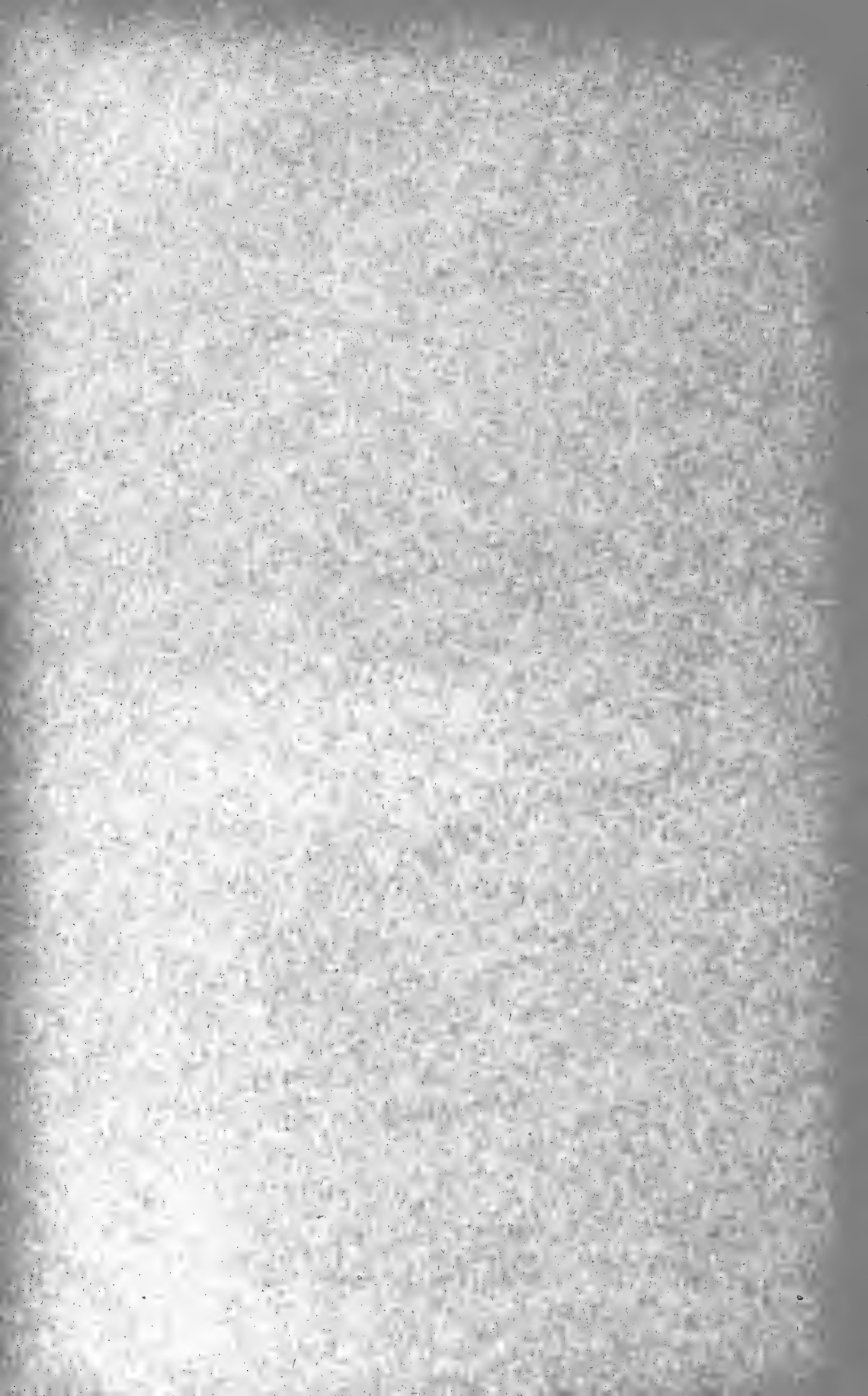
## ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

### Crinoids of the Zoological Collection of the Bavarian State

by

AILSA M. CLARK

(With 2 text-figures)



**Crinoids of the  
Zoological Collection of the  
Bavarian State**

by

**AILSA M. CLARK**

(With 2 text-figures)

**Veröff. Zool. Staatssamml. München**

**Band 11**

**S. 151—174**

**München, 15. Dez. 1967**

The crinoids of the Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates sent to me for study by Dr. H. F e c h t e r include a number of specimens from the collections of the Deutschen Tiefsee-Expedition, mainly from west of Sumatra and off the coast of Somalia, though there is also an interesting sample from Bouvet Island in the Southern Ocean besides a few others from north-west and south Africa. In addition there is material from the vicinity of Japan, collected by Doflein, Haberer and Schmidt. Following Gislén's studies (1922 and 1927) on Japanese crinoids and the recent fine paper by Utinomi and Kogo (1965), the Japanese material evokes no special comment and the records are simply listed at the end of this paper. The main part therefore deals with the species taken by the Deutschen Tiefsee-Expedition, which include a new species of *Oceanometra* (Thalassometridae), while the following species are described in detail: —

*Stiremetra carinifera*; with range extended to Somalia from the Laccadive Sea.

*Crotalometra* sp. ? *sentifera*.

*Thalassometra peripolos*.

*Fariometra* sp., aff. *F. sokotrae* and *sewelli*.

*Solanometra antarctica*; with range extended to Bouvet Island from Heard Island.

*Psathyrometra mira*.

*Pentametrocrinus semperi*; with range extended to Somalia from the Tasman Sea.

*Atelecrinus wyvilli*; with range extended to west of Sumatra from Borneo and eastwards.

Some numerical details are also given for ten specimens of *Leptometra cellica* from north-west Africa.

### Family THALASSOMETRIDAE

Members of this family make up the larger part of the collection. Some of the specimens show up certain discrepancies between actuality and the keys devised by Austin H. Clark in his crinoid monograph (part 4c, 1950). For instance, *Crotalometra* is distinguished in his generic key as having the first brachial syzygy at brachials 3+4 on arms following a IIBr series, as opposed to *Koehlermetra* where it is at 2+3. The two specimens which I have identified as simply '*Crotalometra* sp., ? *sentifera*' agree with the Murray Expedition material which Mr. Clark named *Crotalometraentifera* in 1937 in having the first syzygy usually at 1+2. As for the type material of *C.entifera*, from the 'Investigator' collections, this was very badly broken and the figure given by A. H. Clark in 1912 showing the first syzygy at 3+4 is clearly an artistic reconstruction, though it is difficult to say how far the reconstruction goes.



Secondly, the relatively small specimen of *Cosmiometra leilae* from Deutsche Tiefsee-Expedition station 212 has only 16 arms, whereas the genus *Cosmiometra* (together with *Stylometra*) is keyed out as having 20—30 arms, with no allowance for the reduced number found in immature specimens.

The new species of *Oceanometra* described here also raises doubts as to the use of the spiny texture of all the ossicles to distinguish *Oceanometra* together with *Thalassometra* from *Crotalometra* and other genera. The new species as well as *Thalassometra attenuata* has only a very fine scattering of minute rugosities over the dorsal surface of the ossicles, though these may be enlarged laterally.

*Cosmiometra leilae* A. H. Clark

*Cosmiometra leilae* A. H. Clark, 1932: 565, pl. 20, figs. 18, 19; 1937: 97; 1950: 43—46, pl. 5, fig. 17, pl. 6, fig. 23.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 212, 7° 49' N., 93° 11' E. (near the Nicobar Islands), 302 metres; 1 specimen.

This specimen has 16 arms about 55 mm. long, there being no IIBr series, compared with 23—28 arms 90 mm. or more long in the various specimens described by Austin Clark. However, he has noted two 'small' ones (exact size not given) in which the arms number 15 and 20.

*Oceanometra valdiviae* sp. nov.

Fig. 1

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 257, 1° 48' N., 45° 42' E. (off Somalia), 1644 metres; 8 specimens (2 paratypes retained in the British Museum collections).

**Diagnosis.** Arms 13—21 or 22 in the eight specimen known, usually more than 15; centrodorsal with triangular radial and usually also linear interr radial ridges separating the ten columns of cirrus sockets; cirri XXX-c.L; IBr series with a prominent rounded synarthrial tubercle but no keel; IIBr series normally all of four ossicles; texture of division series and arms very finely rugose.

**Description of the holotype.** There are 13 arms, the most nearly intact one broken at 60 mm. from the base and regenerated from about 25 mm. The total arm length was probably over 80 mm. The arm breadth at the first syzygy (brachials 3 + 4) following a IBr series is 2.4 mm., or following a IIBr series of four ossicles it is 1.9 mm. However, judging from their paler colour, the three pairs of arms which arise from IIBr series have all fairly recently regenerated from the pre-axillary ossicle, and may be abnormally narrow.

The centrodorsal is massive and rounded conical in shape, 4.0 mm. in vertical height, viewed radially, or 4.8 mm. when viewed interr adially since it

arches up over the base of each post-radial series. The basal diameter is 5.25 mm. There are XLI cirri (or perforated sockets) arranged in ten columns of four or five each, the columns being separated in each interradius by a narrow irregular ridge and radially by a wedge-shaped raised area; there are rugose tubercles on all these elevations, particularly towards their basal ends. The dorsal pole is irregular.

The largest intact cirrus remaining is the middle one of a column of five and measures 35 mm. in length; it has 58 segments and the tenth is a transition segment. In the 45 remaining segments of a cirrus of the second row from the periphery, the total length is 32 mm.; probably at least 10 mm. of the distal part is lost; the eleventh segment is the transition one. An apical cirrus 32 mm. long has 54 segments and the ninth is the transition one.

Close to the peripheral cirrus sockets in each interradius there is usually one or a pair of rugose-tipped tubercles, probably arising from the ends of the basal rays.

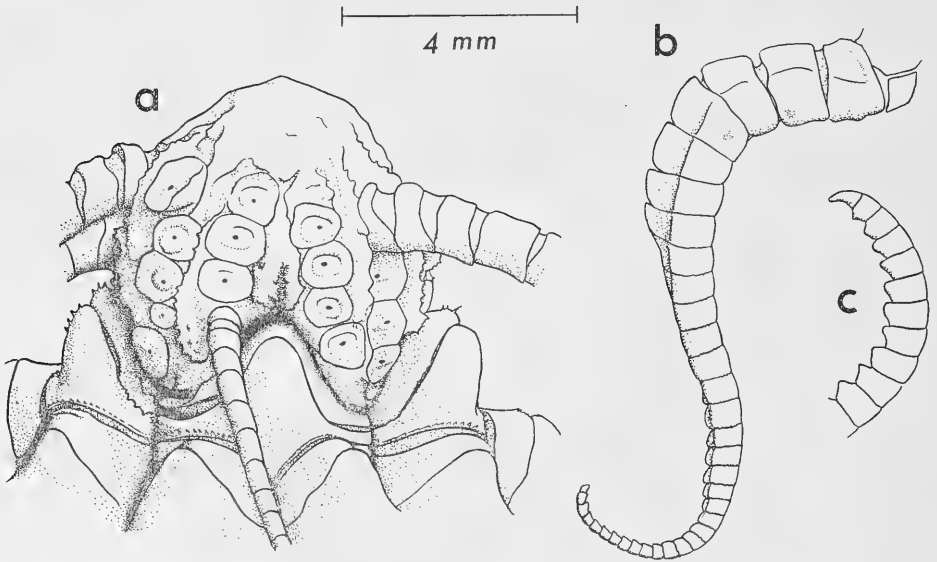


Fig. 1. *Oceanometra valdiviae* sp. nov. Holotype. a) Centrodorsal and IBr series in side view; b) P<sub>1</sub> from an arm following a IBr series only; c) cirrus tip.

The ossicles of the division series are very short. The IBr series have no median dorsal crest but the two ossicles together form a high rounded synarthral tubercle; since the IBr<sub>1</sub> is recessed into the base of the centrodorsal this tubercle does not stand out in profile view of the calyx as it might otherwise do. There is an irregular raised rugose patch at each interrarial extremity of the IBr<sub>1</sub>. At the apex of the synarthral tubercle on the IBr<sub>1</sub> are a few very fine thorns and the edges of the two ossicles are very finely thorny; there is also a raised rugose area at the narrow lateral extremity of each IBr<sub>2</sub> (axillary), as well as a scattering of fine rugosities all over the surface of the division series, this texture being also found on the brachials. Of

the three IIBr series, one is of only two ossicles but it follows a parasitic gall on that side of the IBr<sub>2</sub>, which may have provoked the irregularity. The two other series are each of four ossicles with syzygy at 3+4. The IIBr<sub>1</sub> and IIBr<sub>2</sub> and the first two brachials of each arm have a similar but less marked synarthrial tubercle to that found on the IBr series, as might be expected. The pair of ossicles following each axillary are fully joined along their inner sides. The first arm syzygy is at 3+4 and the second somewhere between brachials 17 and 22 on most arms, though on one pair there is an additional syzygy at 6+7 on one and 5+6 on the other; also on the arms regenerating from IIBr series the second syzygy is later, at 28+29, 29+30, 30+31 or even 40+41. All the brachials as well as the division series tend to have the general rugosity of the surface exaggerated laterally into rugose projections which help to make the adjacent arms fit closely together proximally.

The basal pinnules are massive with very short segments and a prominent crest, particularly on the basal segments; they are also very prismatic beyond the appressed base. The first pinnule, P<sub>D</sub> or more often P<sub>1</sub>, is particularly large (fig. 1c). On one arm arising from a IBr series, P<sub>1</sub> has 34 short segments and measures 11.5 mm.; P<sub>2</sub> with 25 segments is 9.5 mm. long, the distal segments slightly longer than those of P<sub>1</sub> and the basal segments relatively more slender; P<sub>3</sub> has 22 segments and is 8.5 mm. long, with the last five or six segments longer than wide; P<sub>4</sub> has 20 segments and is 7.5 mm. long, the last ten segments longer than wide. The next pinnules are similar to P<sub>4</sub> but P<sub>8</sub> is longer again, as are the following pinnules, and measures 8.5 mm., though with only one more segment than the least number.

The disc is studded with thick projecting plates.

**Paratypes.** These are all more or less broken. The number of arms is 21+ (probably 22), 14, 17, 15+, 15+ (possibly 21), 10+ (all broken at the first syzygy so that there is no way of knowing whether the last ossicle is a IIBr<sub>3</sub> or a Br<sub>3</sub>) and 15+ (probably at least 17). In the two specimens where IIBr series occur, they still show signs of regeneration from the IIBr<sub>3</sub>.

The cirri number XL, c.XXX, XLIX, c.XLVIII, XL, XXX and c.XL, there being three to five sockets in each of the ten columns. The ridges on the centrodorsal are more tubercular on some specimens than on others and the interrarial ridges may not be well developed. On two specimens the raised radial areas are bifurcated basally, as is suggested in the holotype. In the specimen with XLIX cirri the columns are particularly irregular basally and in one radius there is even a basal mid-radial cirrus.

Few specimens have any complete peripheral cirri. In one, such a cirrus has 60 segments and the sixth or seventh is the transition segment; in another there are 61, 57 and 58 segments in three complete peripheral cirri and the transition segment varies from the seventh to the tenth, more often the latter.

The IIBr series in all the paratypes are never of less than four ossicles. The IBr series always have a more or less well developed synarthrial tubercle but no keel. Only on one specimen is the first brachial syzygy at

1+2 and then only on two arms. All the paratypes are finely rugose, like the holotype.

**Affinities.** This species proved very difficult to place by means of A. H. Clark's keys to the genera of the family Thalassometridae. The non-carinate arms and four ossicles in the IIBr series placed it in section  $b^2$  but the extreme fineness of the rugosities on the arms and division series left me uncertain whether to assign it to  $d^1$  (*Crotalometra*, *Koehlermetra*, *Aglaeometra* and *Stiremetra* with smooth ossicles) or to  $d^2$  (*Oceanometra* and *Thalassometra* with a more or less thick covering of small spines or tubercles). The subsequent further division of these two groups by the number of arms (more than 15 in *Crotalometra*, *Koehlermetra* and *Oceanometra*) or fewer than 15 (in *Aglaeometra*, *Stiremetra* and *Thalassometra*) seems to me artificial, particularly in view of the range of variation shown by the present material and the multiplication of arms which may result from breakage and regeneration at the proximal syzygies.

Although the massive centrodorsal with its radial and interrarial ridges may justify a generic distinction for this new species, the centrodorsal does have much in common with that of *Oceanometra gigantea* (A. H. Clark) from the Hawaiian Islands, which similarly has interrarial ridges and spinose radial areas, though these are evidently not elevated as they are in *O. valdiviae*. Accordingly, despite the development of synarthrial tubercles on the first two ossicles of each division series and the first two brachials, rather than prominent keels, I am referring this species to *Oceanometra*. Apart from the dorsally rounded post-radial series, it differs from the other species of the genus, all of which are from the Pacific, in the more numerous segments of the proximal pinnules and the very fine rugosities on the ossicles.

It has something in common with *Thalassometra attenuata* A. H. Clark, which similarly has very fine rugosities or spinelets on the ossicles, unlike most of the species of *Thalassometra*. In his description of *T. attenuata*, A. H. Clark notes that the radial pairs of columns of cirri are 'usually slightly separated in the midradial line by a shallow furrow or a coarse tubercular ridge' (my italics). In the other species of the family which I have examined, only one or the other of these modifications prevails. I have not seen the six syntypes of *T. attenuata* from south of Karachi but A. H. Clark's figure (1912, fig. 38) shows that the radials are narrowly visible, though his description says that they may also be completely concealed, as they are in *O. valdiviae*. The John Murray Expedition specimen of *T. attenuata* in the British Museum collections has radial hollows between the relatively few cirrus sockets, which number no more than two in each column, as in the types, while the radials form narrow but obvious bands between the centrodorsal and the IBr series. Another specimen in the British Museum collections, from Mozambique, also referred to *T. attenuata* by A. H. Clark, has XXXVIII cirrus sockets (though at least two of the peripheral cirri are immature), that is usually four in each column. This last specimen also has short projecting vertical mid-radial ridges which stop short below the level

of the more nearly apical cirri. The texture of its ossicles with very fine rugosities is similar to that of *O. valdiviae*, though the edges are more spinose, but it differs in having only ten arms and the centrodorsal relatively much smaller, only 2.25 mm. high, radially, the arms being 2.0 mm. wide at the first syzygy. Despite these differences, I think that this specimen from Mozambique may prove to be conspecific with *O. valdiviae* because of its ridged centrodorsal, numerous cirri and concealed radials; certainly it is quite distinct in these characters from the specimens taken in the Maldive area by the John Murray Expedition. All the Indo-Pacific species of *Thalassometra* have relatively few cirri—rarely more than XX—as well as rarely more than ten arms.

*Stiremetra carinifera* A. H. Clark

*Stiremetra carinifera* A. H. Clark, 1912: 211; 1950: 130–132.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 266, 6° 44' N., 49° 43' E. (off Somalia), 741 metres; 1 specimen.

Since the type specimens of this species were very incomplete, it seems worthwhile to give a full description of this well-preserved specimen.

**Description.** The arm length was probably about 75 mm. though all are broken at about 60 mm. from the base. The breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 1.0 mm.

The centrodorsal is about 1.4 mm. high; the basal diameter is rather more than this but it is difficult to measure accurately because of the large number of cirri remaining to obscure it. The dorsal pole bears about eight truncated conical papillae, higher than wide. XVIII cirri are crowded around the sides in ten columns of one or two each, leaving only triangular, slightly hollowed, radial spaces between the columns, which are barely wider than one of the basal sockets. Several of the cirri included in the count of XVIII are immature peripheral ones (and as such would probably have been left out by A. H. Clark), leaving only c.XV functional cirri.

The largest peripheral cirri have up to 52 segments, the fifth being usually the transition segment and therefore the longest, having length:median breadth 1.3:0.5 mm.; the following segments become shorter and flared dorsally at the distal end so that there is a prominent sharp, distally inclined, dorsal spine on each, appearing nose-like in profile with the distal end of the segment forming the 'upper lip', the analogy being heightened on the distal segments of the larger cirri by the development of a drip-like small tubercle on the distal side of the dorsal spine. The terminal claw is sharp and curved and the opposing spine well-developed.

The radials are short and each has a median tubercle with a finely rugose tip facing the similarly finely rugose crest which runs the whole length of the short IBr<sub>1</sub>, rising abruptly from its smooth surface. There is also a pair of slightly rugose tubercles, one on each side, near the distal edge. The IBr<sub>2</sub> (axillary) bears a continuation of the crest but only on its proximal half; its distal edges are not at all produced or spinose but laterally the proximal edge is slightly flared and rugose for a short length.

The arms are very slender, the breadth at the first syzygy (brachials 3+4) being only 1.0 mm. The second syzygy is at 16+17; thereafter syzygies follow with intervals of usually two or three, sometimes only one, muscular joints. The first two brachials of each arm are slightly carinate but to nothing like the extent of the division series. From about the fortieth brachial (i.e. in the distal half of the arm) the middle of the distal edge of each brachial is produced dorsally and distally and develops several fine thorns; however, the apex is still rounded though narrow and the arm does not really appear carinate in its outer half. In profile it is quite serrated.

$P_1$  is massive with 15 segments; it is 5.8 mm. long. The first three segments are equally high but it tapers from the fourth to a fairly slender tip.  $P_2$  is much smaller, its tip level with the tip of  $P_1$ ; it has 11 segments and is only 3.4 mm. long.  $P_3$  is almost identical with  $P_2$  but the following pinnules increase progressively in length so that  $P_7$  is 4.2 mm. long and  $P_{10}$  5.25 mm., though both still have only 11 segments. The other pinnules are somewhat larger and all are strongly prismatic in shape with large side and covering plates along their lengths.

**Remarks.** The holotype and a smaller specimen, which may be designated as a paratype, were taken by the 'Investigator' in the Laccadive Sea in 786 metres. The holotype was very incomplete, broken between the two ossicles of each IBr series, although the smaller specimen retained some axillaries as well as parts of some arms. The latter has a similar tapering, somewhat conical, centrodorsal like this Somalian specimen, though the holotype has a low columnal centrodorsal; the paratype also agrees in possessing lateral tubercles on the  $IBr_1$  as well as crests on both ossicles of the division series. The dorsal spines of the cirri of the holotype are more aquiline in profile than these, with a proximal angle, but this may be correlated with its larger size.

*Crotalometra* sp., ? *sentifera* A. H. Clark

*Crotalometraentifera* A. H. Clark, 1909: 147 (?); 1937: 92; 1950: 91—92 (part), pl. 32, figs. 100, 103 (? figs. 101, 102).

*Thalassometraentifera*: A. H. Clark, 1912: 201—203, fig. 37 (?).

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 250,  $1^{\circ}47'S.$ ,  $41^{\circ}48'E.$  (off Kenya, E. Africa), 693 metres; 1 specimen.

Station 251,  $1^{\circ}40'S.$ ,  $41^{\circ}47'E.$  (off Kenya), 693 metres; 1 specimen.

**Affinities.** These two specimens are certainly conspecific with the two from the Maldive area taken by the John Murray Expedition and identified as *C.entifera* by A. H. Clark. However, they show some differences from the two briefly described syntypes, which were from the Laccadive area and are now in the Indian Museum and the U. S. National Museum. The most notable difference is in the position of the first brachial syzygy on arms following a IBr series of four ossicles. In the figure of one of the syntypes given in 1912, the first syzygy is shown as occurring at brachials 3+4, whereas in the two East African specimens there are syzygies at brachials 1+2 and 3+4 on nearly every arm; also in one of the two Maldive

specimens there is a syzygy at 1+2 on ten out of 16 remaining arms arising from IIBr series and on seven out of ten arms in the other specimen, most of the arms without a syzygy at 1+2 having regenerated, usually from the third ossicle of the IIBr series. However, it is possible that the 1912 figure is not accurate in this respect since it also shows three cirrus sockets in each of the two columns drawn on the centrodorsal, whereas in the description the number of cirri is given as only XX, or two in each of the ten columns. Another difference from the types is that they have only 12—16 arms, whereas the present specimens both have 19 and the Maldivic specimens have respectively 18+ (probably 19) and 15+ (possibly up to 20) arms. There may also be a third difference, namely in the modification of the mid-dorsal part of the brachials beyond the basal third of the arms. In his key to the three species of *Crotalometra* (1950: 91), A. H. Clark writes that in *sentifera* the distal edge of these brachials is 'produced into long overlapping spines which are more or less flattened dorsoventrally and rounded or truncate at the tip', as opposed to 'somewhat produced and spinous' for *C. rustica* from the Pacific and the eastern half of the Indian Ocean, or 'unmodified, or at least not conspicuously modified' for the South African *C. magnicirra*. I should describe these brachials in both the Murray and Deutschen Tiefsee specimens as somewhat produced and spinose (as in *rustica*) but they differ from at least the Madras specimens of *C. rustica* (mentioned in the crinoid monograph) in having relatively smaller cirri. This last difference also distinguishes them from *C. magnicirra*, which has the cirri as much as half as long as the arms.

The specimen from station 250 is particularly well preserved and merits a full description. It has more numerous cirri with more segments than the Maldivic specimens or the types of *sentifera* but the second specimen has fewer of both.

**Description.** The arm length is 95+ mm., probably c.130 mm. when complete. There are 19 arms only one arising directly from a IBr series.

The centrodorsal is 5.25 mm. high (viewed interradially) or 4.75 mm. (viewed radially) with a basal diameter of about 4.0 mm. (the bases of the cirri preventing a clear view). It tapers slightly towards the apex but cannot be called conical since the top is broadly rounded. The cirrus sockets are arranged in ten vertical columns of three or four each, the columns arranged in interradiial pairs with slightly hollowed bare radial areas, about as wide at the base as a socket and tapering apically, separating them. The convex dorsal pole of the centrodorsal bears some coarse low bumps but no papillae.

The cirri number about XXXV and the longer mature ones in the two more nearly basal positions in each column have 67—72 segments and measure 46—55 mm. in length. The first four segments are broader than long, the fifth has length = breadth and the seventh is the longest, 1.6 mm. long by 0.85 mm. broad. It is the transition segment on all six mature cirri observed, its distal third, together with the following segments, being abruptly shinier and paler than the proximal part. The following segments are pro-

gressively shorter so that the sixth one from the tip of the cirrus has the length: minimum breadth ratio 0.55:0.65 mm.; the minimum breadth is at the proximal end of the segment. From about the twelfth segment, the distal edge begins to be flared on the dorsal side modifying to a well-developed dorsal spine on the segments of the distal half of the cirrus, so that the maximum width of the sixth from last is 0.80 mm., including the dorsal spine. The terminal claw is curved, indeed the whole distal part of the cirrus is preserved in a more or less curved attitude.

The radials are very short but usually have a midradial short thorny-tipped tubercle, sometimes also one or two others.

The IBr ossicles are also short with a vertical thorny-edged frill near the proximal and distal borders and a similar frill along the low median longitudinal keel; on some division series the frill is broken up into isolated narrow tubercles or thorns, especially on the IBr<sub>2</sub>.

The IIBr series are all of four ossicles with a syzygy at 3+4. There is a slight median keel on the first two ossicles and small thorns or a slight frill at the edges of all four.

The dorsal surface of the ossicles of the division series is quite smooth, apart from the marginal frills or thorns. The IBr<sub>1</sub> and <sub>2</sub> and the IIBr<sub>1</sub> and <sub>2</sub> on the interrarial side have slight ventro-lateral flanges leading to the P<sub>D</sub> on the IIBr<sub>3</sub>; otherwise the sides of the division series are straight; all are in close apposition laterally.

The arm breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 1.6 mm. and the length from the proximal edge of the IBr<sub>1</sub> to 3+4 (including a IIBr series) is about 8.5 mm.

The first syzygy is at 1+2 on 17 arms. On the single one arising from a IBr series direct it is at 3+4. The nineteenth arm has the first syzygy at 2+3. On 12 (possibly 13) of the arms with the first syzygy at 1+2, the second is at 3+4; then the third syzygy is between brachials 23 and 35. The distal intersyzygial interval is usually five or six muscular joints.

The proximal brachials appear quite smooth but from about the thirtieth one the middle of the distal edge begins to project upwards and by the fiftieth forms a distinct triangular crest at the distal edge of the segment, though the proximal end is still rounded dorsally. As a result of this, the arm appears markedly serrated in profile beyond the basal third of its length.

P<sub>D</sub> is massive, strongly prismatic, keeled from about the third segment and tapering from about the fourth; only the distalmost six or so of the 18 segments are longer than broad; the total length is c.8.5 mm. P<sub>1</sub> with 12—14 segments is only 4.5—4.75 mm. long but is about the same shape as P<sub>D</sub>. P<sub>2</sub> with 10 segments is 3.4—3.9 mm. long and the next three pinnules are similar though with progressively slightly longer segments, so that P<sub>7</sub> with 9 segments is 3.7 mm. long and P<sub>9</sub> with 11 segments is 4.85 mm. long. P<sub>8</sub> begins to develop a slight expansion of the third and following segments, which is carried further on the larger more distal pinnules, these



being distinctly prismatic.  $P_{20}$  has 16 segments and is 7.5 mm. long with a sharp crest beyond the first two segments.

The disc is heavily plated.

Two parasitically-induced galls are present. The larger is between two IIBr series, apparently fused to both but leaving a space between the IBr series. It is sausage-shaped with a hole at the proximal end and the distal part is curved over the disc; the length is c.10.5 mm. The smaller gall runs down the side of another IIBr series distal to the  $P_D$ . The  $P_1$  which immediately follows it is unusually large, 6.3 mm. long with 16 segments, while  $P_2$  is 4.0 mm. long with 11 segments.

The specimen from station 251 similarly has 19 arms about equal in basal breadth to the first specimen but it has only XVIII cirri plus two immature ones; the longest cirri have only 56 segments. There is a much higher bare dorsal pole to the centrodorsal, since some cirrus columns have only one mature socket or cirrus. There are tubercles only on the radials, the marginal frills on the division series being fairly smooth and continuous. The distal brachials have a similar median eversion to those found on the first specimen.

**Generic position.** In A. H. Clark's diagnosis of the genus *Crotalometra*, the position of the first syzygy is given as at brachials 3+4, as it is normally in *C. magnicirra* and in *C. rustica*—the type-species.

As noted by A. H. Clark (1950), one of the many syntypes of *C. magnicirra* in the British Museum collections has a brachial syzygy at 1+2 as well as at 3+4 on all the remaining 14 arms that arise from IIBr series. In fact a second, similarly slender, syntyple of *magnicirra* shares this high frequency of double basal syzygies, having six out of the possible eight arms also with syzygies at 1+2 and 3+4, the two remaining arms having a muscular joint at 1—2. The thirteen other syntypes of *magnicirra* which have more than ten arms (i.e. that have some arms arising from IIBr series) are all considerably stouter than these two and none of them has a syzygy between the first two brachials. It should be mentioned that a specimen of *Glyptometra sclateri*, of the related family Charitometridae, which species often has syzygies at 1+2, was collected together with the types of *Crotalometra magnicirra*; the two are easily distinguished by the shorter cirri with no transition segments and uniform surface texture in *Glyptometra*. Although one of the two aberrant syntypes of *C. magnicirra* has no cirri left, there are a few in the other and these do show transition segments, so there is no doubt that it belongs to the Thalassometridae. Gislén (1938) has noted another specimen of *C. magnicirra* which likewise has syzygies at 1+2 on arms following IIBr division series.

*Thalassometra peripolos* A. H. Clark

*Thalassometra peripolos* A. H. Clark, 1929: 651, pl. 40, figs. 3, 4; 1950: 178—180, pl. 18, figs. 56, 57.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 210, 6° 53' N., 93° 33' E. (N.W. of Sumatra), 753 metres; 1 specimen.

The specimen is well-preserved and is worth describing since it is only half the size of the two previously-known examples of *T. peripolos*, also from the vicinity of the Nicobar Islands, the holotype having arm length 80 mm. and the breadth at the first syzygy (brachials 3+4) 2.0 mm., whereas in this one the arm length is 45 mm. (some of the arms are complete) and the breadth is 0.95 mm.

**Description.** The centrodorsal is very low with c.XXV cirri (though three or four of these are immature peripheral ones) arranged irregularly, usually one in the middle of each radius and two, one above the other, on each side of it in the same radial area, so that there are 15 cirri around the periphery of the centrodorsal. The longest peripheral ones measure c.16 mm. in length and have 31—33 segments, the fifth usually the transition segment and even this is fairly short, with length: median breadth 0.95:0.60 mm.; the shorter distal segments each have a prominent nose-like dorsal spine.

The division series and brachials are very finely but densely spinose. They are much more rounded laterally and spaced basally than those of the type but I believe that this is attributable to the much smaller size. There are eleven arms, the single IIBr series numbering four ossicles.

P<sub>1</sub> has 13 segments and is 3.4 mm. long, tapering from a wide base; P<sub>2</sub> with 9 segments is 2.5 mm. long; P<sub>3</sub> is very slightly shorter but by P<sub>8</sub> the length has increased again to 3.2 mm., though there is only one more segment than in P<sub>2</sub>.

## Family ANTEDONIDAE

### Genus *Fariometra* A. H. Clark

*Fariometra* A. H. Clark, 1917: 128, 130; A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 723.

This genus of the subfamily Bathymetrinae of the Antedonidae is characterized by the conical centrodorsal with XXX or more cirrus sockets having some tendency to arrangement in vertical columns; the peripheral cirri with more than 20 segments, the longest of which are more than twice as long as their constricted median widths, while even the shorter distal segments are usually still slightly longer than broad; the brachials with spinose distal ends and the proximal pinnules with short basal segments but very attenuated distal ones.

The genus is dealt with fully in the final part of A. H. Clark's crinoid monograph. Two of the included species, *Fariometra obscura* from the Laccadive Sea and *F. scutifera* from the Celebes Sea, are only known from specimens lacking the arms (with the pinnules) beyond the first syzygy as well as lacking the cirri. Several of the other species are known only from one or a few broken specimens, so until more is known about the extent of variation of the included species I do not think it wise to add to the number of nominal species referable to *Fariometra*, although the two specimens collected by the Deutschen Tiefsee-Expedition in the Munich Museum's collections do not match the diagnoses of any of those already described. Nor am I cer-

tain that they are conspecific with each other, since there appears to be a significant difference in their proximal pinnules. However, they are well-preserved and worth describing in full for the sake of comparison.

*Fariometra* sp. A

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 265, 6° 24' N., 49° 32' E. (off Somalia), 628 metres; 1 specimen.

**Description.** The arms are almost complete and measure 70—75 mm. in length. The breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 1.2 mm. and the length from the proximal edge of the IBr<sub>1</sub> to the second syzygy (at 9+10) is 8.4 mm.

The centrodorsal is conical with c.LX cirrus sockets ranging well up the sides, most of them irregularly arranged but some tending to form vertical columns; the dorsal pole is papillose. The vertical height of the centrodorsal is 2.1 mm. in radial view or 2.4 mm. in interradian view; the basal diameter is 2.4 mm.

Only a single cirrus remains intact and this is an apical one. It has 26 segments and measures 13 mm. in length. In one of the syntypes of *Fariometra sokotrae* (John), transferred by me in the crinoid monograph from the genus *Thaumatometra*, which specimen has identical arm breadth at 3+4 to this one, the apical-most cirri have c.25 segments while the peripheral ones have 35 or 36. The second cirrus segment in the Somalian specimen is already as long as broad and the fifth, which is one of the longest, is 0.85 mm. long and 0.25 mm. in median breadth; even the distal cirrus segments are slightly longer than their median breadths. All the segments are markedly flared at their distal ends and the longer ones (but to a lesser extent) also at their proximal ends. The distal segments are flared only on the dorsal side. The stumps of one or two peripheral cirri show that they were much stouter than the apical ones.

The radials and ossicles of the division series have prominent spinose frills at their distal edges; the IBr<sub>1</sub> are not contracted distally so that the space between adjacent division series does not form a rhombic 'pore'. There is a spinose tuft at each lateral extremity of the IBr<sub>2</sub> (axillaries). The proximal brachials to about the fifteenth have a raised spinose area at their distal ends but this becomes less prominent and the distal brachials are only very slightly spinose. The proximal syzygies are at brachials 3+4, 9+10 and 14+15.

No P<sub>1</sub> remains intact; the longest has 17 segments together measuring 8.4 mm.; when complete it probably had at least 20 segments and was about 9.5 mm. long. P<sub>2</sub> is much smaller, 4.5—5.0 mm. long, with 11 or 12 segments. P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> and P<sub>5</sub> all have about 12 segments but their length increases from 6.0 to 7.35 mm. These proximal pinnules have very attenuated distal ends with extremely long segments about six times as long as wide, but up to six basal segments of P<sub>1</sub> and four of P<sub>2</sub> are not longer than wide. Segments two to six of P<sub>1</sub> have a tall spinose process dorsally

and the following segments have a similar but smaller process at their distal ends. In  $P_2$  fewer of the basal segments have such a large process.  $P_5$  is usually the first genital pinnule (sometimes  $P_4$ ), the gonad extending from the sixth to the eighth segments.

**Affinities.** The very last character mentioned—the late appearance of the first genital pinnule—distinguishes this specimen from the one taken at station 266 as well as from *Fariometra sokotrae* and *F. sewelli*, from the vicinities of Sokotra and the Maldives respectively. The types of both of these have  $P_2$  the first genital pinnule. *F. sewelli* (known from only a single specimen) differs in having a relatively lower centrodorsal, little more than half as high as broad and the  $IBr_1$  taper distally to form a rhombic pore between the division series; it agrees with the Somalian specimen in having spinose projections on the proximal ossicles, whereas the five syntypes of *F. sokotrae* are comparatively smooth. Geographically the latter species is certainly the closest and it certainly has a comparably high centrodorsal; probably the cirri too are similar and the  $IBr_1$  are straight-sided. It remains to be seen whether the difference in the development of the genital pinnules and in the texture of the proximal ossicles is sufficiently constant to merit the establishment of a separate nominal species for the specimen described here.

*Fariometra* sp. B

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 266,  $6^{\circ} 44' N.$ ,  $49^{\circ} 43' E.$  (off Somalia), 741 metres; 1 specimen.

**Description.** Two of the arms are almost complete and measure c.45 mm. in length. The breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 1.2 mm. and the length from the proximal edge of the  $IBr_1$  to the second syzygy (at 9+10) is 8.2 mm.

The centrodorsal is conical with c.LXX cirrus sockets ranging well up the sides, most of them showing a tendency for arrangement in vertical columns, four or five corresponding to each radius; the dorsal pole is papillose. The height is 2.1 mm. in radial view or 2.35 mm. viewed interradially; the basal diameter is 2.65 mm.

All the cirri are lost, the longest stump remaining consists of three segments of an apical one, the third of which is three and a half times as long as its very constricted median width.

The radials and division series are similar to those in the specimen from station 265, having spinose frills at their distal edges. The first twenty or so brachials also have spinose raised distal ends but the following brachials are smoother.

The first three pinnules are very similar to each other. On one arm  $P_1$  has 15 segments and is 8 mm. long;  $P_2$  with 14 segments is 7 mm. long and bears a gonad, while  $P_3$  has 16 segments and is 8 mm. long. On another arm  $P_1$  with 14 segments is only 6 mm. long but  $P_2$  is again 7 mm. though with no distinct gonad. The first four segments of  $P_1$  are not longer than wide and have a spinose dorsal process similar to those found in the speci-

men from station 265; the following segments become very elongated and flared only at their distal ends.

**Affinities.** This specimen has much in common with specimen A but the similarity between the first three pinnules and the fact that  $P_2$  is usually the first genital pinnule rather than  $P_5$  (or  $P_4$ ) makes some doubt that they are conspecific. The proximal position of the first genital pinnule is shared by *Fariometra sokotrae*, *sewelli* and *io* (the last-named transferred by me from *Nepiometra* in the last part of the crinoid monograph). The type-locality of *F. io* and known range is restricted to the East Indies; like the types of *F. sokotrae* it differs in having much smoother ossicles than this specimen from Somalia. Should this character prove to be variable, then this specimen, and probably also the one from station 265, will be referable to *F. sokotrae*.

*Solanometra antarctica* (P. H. Carpenter)

*Antedon antarctica* P. H. Carpenter, 1880: 198, pl. 12, fig. 29; 1888: 144, pl. 1, figs. 6, 7, pl. 25.

*Antedon australis* P. H. Carpenter, 1888: 146, pl. 26, figs. 4, 5, pl. 27, figs. 14—20.

*Solanometra antarctica*: A. H. Clark, 1913: 61; A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 420—428, fig. 18 (pt.) [? Non *S. antarctica*: A. H. Clark, 1937 a: 9—10, which is probably *Florometra mawsoni*.]

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 127, 54° 29' S., 3° 43' E. (Bouvet Island), 567 metres; 16 specimens.

The two smallest specimens have the arm breadth at the first syzygy (brachials 3+4) c.0.6 mm. and are extraordinarily spinose, with relatively longer cirrus segments and probably also pinnule segments, as might be expected at this small size. (In the type-material of *S. antarctica* the breadth at the first syzygy is up to 3.4 mm.). The larger specimens are much smoother, the only conspicuous spinose frill being at the distal end of the  $IBr_1$ . The largest and best-preserved specimen has the arm breadth 2.2 mm. and the length from the  $IBr_1$  to the second syzygy 13.5 mm. It has c.LXXV crowded cirri with up to 30 segments, though all the peripheral ones are broken. Another specimen of almost equal size has up to 34 cirrus segments; the longer proximal ones are about twice as long as broad and the distal segments particularly are all prominently flared on the dorsal side towards their distal ends; there is also a well-developed opposing spine. The cirri therefore agree in form with those of both *S. antarctica* and *Florometra mawsoni*, which I suspect may be better considered as congeneric. However, this form contrasts with the markedly straight-sided cirrus segments of *Florometra goughi* John, the Heliometrin species closest in its geographical range to Bouvet Island, from which no member of the subfamily has previously been recorded. Besides Gough Island in 40° S., 10° W., *F. goughi* has also been taken on the Discovery Bank near the Greenwich meridian but at c.42° S. Both Gough Island and the Discovery Bank are well to the north of the Antarctic Convergence, whereas *Solanometra antarctica* has only reliably been recorded from the vicinity of Heard Islands in 73° E. but

on about the same latitude as Bouvet and south of the Convergence. The types of *S. antarctica* are all larger than the present specimens, with a proximal arm breadth of over 3 mm., but the largest syntype of *Antedon australis*, which A. H. Clark considers to be synonymous with *antarctica*, is comparable in size, having the arm breadth 2.0 mm. Its ratio of arm breadth to the length of the division series together with the first nine brachials is exactly the same as in the largest of the Bouvet Island specimens, namely 6.1 : 1, though in the three types of *S. antarctica* in the British Museum collections the ratio is 4.5, 4.8 and 5.0 : 1, the arms evidently becoming relatively stouter with increased size. The seven largest Bouvet specimens have the arm breadth ranging from 1.75 to 2.2 mm. and the ratio from 6.1 to 7.0 : 1.

The relative arm breadth was one of the few characters I could find to distinguish between *Solanometra antarctica* and *Florometra mawsoni* when completing the crinoid monograph; even this may to some extent be correlated with the absolute size. Possibly it is supported by a slightly larger size of the centrodorsal coupled with an increased number of cirri in *S. antarctica*. Thus a specimen of *S. antarctica* from Heard Island (actually the largest syntype of *Antedon australis*) with the arm breadth 2.0 mm. and the length from the  $IBr_1$  to the second syzygy 12.5 mm., has the centrodorsal 4.3 mm. in diameter and 2.5 mm. high with LXXV cirri, whereas one of *F. mawsoni* from off Antarctica, with the same length of proximal brachials and division series and the same arm breadth, has the centrodorsal 3.6 mm. broad and 3.0 mm. high and the cirri numbering only LX.

More material of *Solanometra antarctica* from the type-locality as well as more large specimens of *F. mawsoni* from Antarctica are needed before a true idea of the extent of variation in these characters can be obtained. However, the conclusion I have reached after further consideration is that *mawsoni* must be more closely related to *Solanometra antarctica* than it is to *Florometra magellanica* (Bell), the type-species of *Florometra*, which has the third arm syzygy consistently at brachials 16 + 17, rather than 14 + 15 as in *mawsoni*, and also has more slender and elongated distal pinnule segments, as well as more slender arms and cirri. The very short segments of the distal pinnules are a conspicuous feature of *S. antarctica* and *F. mawsoni*, which I consider are congeneric. This move tends to throw doubt on the position of the other species currently included in *Florometra* which, like *mawsoni*, have the third syzygy in the proximal position at 14 + 15, namely the southern species *F. goughi* John and *F. austini* from the vicinity of New Zealand described by me in the crinoid monograph, together with the north Pacific *F. asperrima* (A. H. Clark). Since yet another species, *F. mariae*, has the third syzygy variable in position, this distinguishing character may not have generic weight and it is possible that *Florometra* should be referred to the synonymy of *Solanometra*.

*Psathyrometra mira* A. H. Clark

*Psathyrometra mira* A. H. Clark, 1909 a: 648; 1912: 235, fig. 43; 1918: 227; 1937: 94—95;  
A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 519—526.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 194,  $0^{\circ}15'N.$ ,  $98^{\circ}8'E.$  (S.W. of Sumatra), 614 metres; 1 specimen.

This specimen is quite well-preserved with one complete cirrus and a description of it may be worthwhile.

**Description.** The longest arm remaining is broken at about 120 mm. from the base and was probably at least 20 mm. longer when intact. The breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 2.1 mm.

The centrodorsal is blunt conical, 3.7 mm. in height (viewed radially) and 4.8 mm. in basal diameter. The cirrus sockets number XXXVI, with usually seven in each radial area, two columns of three each approximating apically with an odd midradial socket between their bases; the adjacent sockets tend to alternate in level. Interradially there are slightly hollowed vertical bands without cirri marking off the radial groups, each band being a little narrower than the width of the sockets at the same height on the centrodorsal.

A peripheral cirrus is intact to the thirty-second segment and probably lacks at least five more segments; it is 70 mm. in length, whereas an intact middle cirrus of 37 segments is 60 mm. long and an apical one with 32 plus 1 or 2 is 55 mm. long. All the cirrus segments are longer than wide after the first two. In the peripheral cirrus the third segment has length: median breadth 1.5:1, the fifth 3.0:1 and the tenth (one of the longest) is 2.73 mm. long and 0.68 mm. broad or 4:1. In the intact middle cirrus, the twentieth segment has the ratio 2.5:1, the relatively greater width being due to the ventral flange that runs along the distal part of the cirrus exaggerating its vertical width. The last few segments are much more slender, tapering to the small, almost conical, and hardly curved, terminal claw, which is less than half as long as the penultimate segment. All the remaining cirri are almost straight and appear very long and whip-like. The expansion at the joints is very slight.

The radials are well-developed and project out from the base of the centrodorsal. The division series are relatively long and narrow, rounded laterally and well-separated from each other; the surface of the ossicles is perfectly smooth. The axillaries are widest near their distal ends, the maximum width being 3.7 mm. while the median length is 2.9 mm.; the lateral angles are not prolonged.

The first syzygy is at brachials 3+4 and the second at 9+10. The length from the proximal edge of the IBr<sub>1</sub> to 9+10 is 17 mm.

P<sub>1</sub> is large, projecting laterally at the base due to a sideways extension of the second brachial; on one arm it has 22+ segments, possibly c.25, the basal six or seven being short, about as long as broad, though the distal segments increase in relative length to become more than twice as long as wide; the length is 12.5 mm., possibly 13 mm. P<sub>2</sub> on the same arm has 22 plus 2 or

3 segments and is more slender as well as shorter than  $P_1$ , the length being 11.8 mm.  $P_3$  has 22 plus 1 or 2 segments and is 11 mm. long. The following pinnules are smaller but then the length increases again owing to greater elongation of the segments.

On another arm the pinnules are more nearly complete:  $P_1$  has 25 segments and is 15 mm. long; it is webbed to the disc for most of its length.  $P_2$  has 22 plus 1 or 2 segments and is 12 mm. long.  $P_3$  has 19 plus 1 or 2 segments and measures 10 mm., while  $P_4$  with 17 plus 1 or 2 is 8 mm. long. On other arms the complete  $P_3$  has 20 or 23 segments and is up to 10.5 mm. long. A distal pinnule has 26+ very slender segments and is 14 mm. long. There are a few gaps in the pinnule series; on one arm  $P_2$  is missing and on another  $P_6$ . The gonads are undeveloped.

**Affinities.** With the moderately high centrodorsal and the arrangement of the cirrus sockets in two approximating columns in each radius with an odd midradial socket between their bases, this specimen runs down to *P. mira* within the genus *Psathyrometra*, with which it also agrees in the shape of the axillaries. *P. mira* has been recorded from off Zanzibar to south-west of India, the Philippines, New Guinea and south-west Japan. It is very variable in respect to certain characters such as the shape of the centrodorsal and the arrangement of the cirrus sockets, though to some extent this is probably correlated with the size; consequently it has been recorded under a number of specific names, including *P. major*, *inuitata* and *wireni*, all of which are relegated to the synonymy of *P. mira* by A. H. Clark in the last part of his crinoid monograph. Another species, *P. gracillima* A. H. Clark, has been recorded from off the Arrakan coast, Burma; it differs from this specimen in having a lower but more sharply conical centrodorsal with much wider interradian spaces between the groups of cirrus sockets. *P. anomala* and *minima* differ in having prolonged lateral angles on the axillaries and the former also has a lower centrodorsal.

*Leptometra celtica* (M'Andrew & Barrett)

*Comatula Woodwardii* Barrett, 1857: 33, pl. vii, fig. 1 [Non *C. Woodwardii* Forbes, 1852.]

*Comatula celtica* M'Andrew & Barrett, 1857: 44 (nom. nov.)

*Leptometra celtica*: A. H. Clark, 1908: 130; Koehler, 1921: 198—199, fig. 153 b; Mortensen, 1927: 34—35, fig. 20; A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 564—572, fig. 32 (pt.).

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 28, 26° 17' N., 14° 43' W. (off Cape Bojador, north-west Africa); 741 metres; c.200 specimens.

Since some of these specimens are reasonably intact it may be worthwhile to give a short table showing some measurements and segment counts; all the measurements are in mm.



Centrodorsal		Arm br	Length	Cirri			P <sub>1</sub>		P <sub>2</sub>	
Ht.	Br.	at 3+4	to 9+10	No.	Segs.	Length	Segs	Length	Segs	Length
1.68	1.73	0.95	7.0	XXV	—	—	23	7.4	c22	7.6+
2.21	2.00	1.00	6.5	XXX	39	32	—	—	—	—
2.10	2.05	1.05	7.0	XXXIII	34	27	c24	8.5	c24	9.7+
2.10	2.00	1.05	7.0	XXVI	—	—	25	8.9	25+	8.4+
1.73	2.00	1.05	7.0	XXVIII	35	35	25+	10.0+	30+	12.6+
2.36	1.89	1.10	7.0	XXXII	34, 40	35	—	—	—	—
2.63	2.10	1.10	6.5	XXX	35	30	c24	7.9+	c24	6.8+
2.36	2.63	1.21	7.5	XXXV	—	—	c33	13.1+	—	—
2.31	2.36	1.31	7.5	XXXI	35	35	28	10.5	28	12.1
2.73	2.10	1.31	8.0	XXXIII	33	26	25+	10.0+	25+	10.0+

The ratio of height to breadth of the centrodorsal in these ten specimens ranges from 0.86 to 1.30 : 1, with a mean of 1.07 : 1.

In the fifth specimen in the table, the arm length is very close to 65 mm. and P<sub>3</sub> with 17 segments is 6.1 mm. long. P<sub>3</sub> is similarly much shorter than P<sub>2</sub> in all the other specimens except the largest (last) one, in which it is equally long and has about the same number of segments. Only the peripheral cirri were measured.

### Family PENTAMETROCRINIDAE

#### *Pentametrocrinus semperi* (P. H. Carpenter)

*Eudiocrinus semperi* P.H. Carpenter, 1882: 497; 1888: 82, pl. 3, fig. 7, pl. 6, figs. 1—3.

*Endiocrinus* (sic) sp. nov. Döderlein in Chun, 1900: 488.

*Pentametrocrinus semperi*: A. H. Clark, 1913: 67; Gislén, 1928: 12; A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 802—804, fig. 51.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 259, 2° 58' N., 47° 5' E. (off Somalia), 1289 metres; 1 specimen.

**Description.** The five arms are all broken within 65 mm. of the base; when complete they were probably at least 80 mm. long. The arm breadth at the first syzygy (brachials 4+5) is 1.4 mm. and the length to the second syzygy (when this is at brachials 9+10) is 8.4 mm.

The centrodorsal is low rounded conical, 1.6 mm. high and c.2.3 mm. in basal diameter. The dorsal pole is papillose. There are XXIII cirri but five of them are very immature peripheral ones and only XVIII were probably functional. They are arranged in two rows with some tendency to form vertical columns of two in each.

The longest peripheral cirrus is broken at the end of the twenty-first segment, probably lacking only two or three segments; it measures 33 mm. An intact peripheral cirrus slightly shorter has 21 segments, while two intact apical cirri have 19 and 17 segments and are much more slender as well as shorter, the smaller of the two being only 16 mm. long. In the largest (incomplete) cirrus the first two segments are short, the ratio of length : median breadth in the third is 1.25 : 1, in the fourth it is 4 : 1 and in the sixth and longest 5.4 : 1 (the length being 2.4 mm. and the breadth 0.45 mm.); the

twenty-first segment, though less than half as long as the sixth, is much more slender so that length: breadth is 6.6:1. In those cirri which retain the terminal claw, this is very short and conical in shape. All the cirrus segments are somewhat expanded at the joints, the sixth segment in the one measured being 0.65 mm. wide at its distal end but only 0.45 mm. in the middle.

The arms are very long and only taper slowly. Apart from a constriction at the joint between brachials one and two, the brachials have almost parallel sides, the joints not being much expanded. Although the first syzygy has somewhat oblique ends, the following joints to the second syzygy at 9+10 or 10+11 are almost tangential though for the rest of the arm they are more oblique, the brachials themselves being relatively long after the second syzygy. The first syzygy is at 4+5 on all the arms but the second is at 9+10 only on two, two other arms having it at 10+11 and the fifth at 11+12; the third syzygy is once at 15+16, twice at 16+17 and twice at 17+18.

The first pinnule present is  $P_2$  on  $Br_5$ , arising on the right side in each case.  $P_b$  follows on the left side of  $Br_6$ . All the proximal pinnules are badly broken. One  $P_b$  has 8 segments remaining, the basal ones short but the last few up to three times as long as wide. A  $P_c$  is much larger with 10 segments left which measure 5.25 mm. and was probably at least half as long again. A  $P_3$  has 13 segments left, measuring 5.8 mm. The outermost remaining segments of all these pinnules are several times longer than broad, but the lost terminal segments may have been shorter again, as they are in *P. japonicus*, of which intact proximal pinnules are known.

The disc is closely plated.

Remarks. Although it is far removed geographically from the type and only known specimens of *P. semperi*, which were taken at two 'Challenger' stations south-east of Australia and north-east of New Zealand, I can find no significant difference between them. The position of the first pinnule, the very elongated distal cirrus segments with small conical terminal claws, the relatively small number of cirri, the fairly straight-sided proximal brachials and the variable position of the second syzygy all agree. The two syntypes of *P. semperi* remaining in the British Museum collections have only XV or XVI functional cirri and a relatively small centrodorsal to match, whereas the related *P. japonicus* (which extends from Japan to the East Indian area) has a much larger centrodorsal and more cirri. Four specimens of *japonicus* with the arm breadth at the first syzygy 1.5–1.7 mm. have XXXIII to XL cirri and the centrodorsal 2.1–2.5 mm. high and 3.1–3.5 mm. wide, whereas the syntypes of *semperi* with arm breadth 1.4 and 1.8 mm. have the centrodorsal only 1.5 or 1.8 mm. high and 2.2 or 2.7 mm. wide.

In Chun's narrative of the Deutschen Tiefsee-Expedition this specimen was mentioned as a new species of *Eudiocrinus* (misspelled) as determined by Döderlein. The colour in life was evidently sulphur yellow.

The only species of *Pentametrocrinus* which has been recorded from the

Indian Ocean is *P. varians* (P. H. Carpenter), known from the Maldivé Islands to Japan. It is distinguished from *P. semperi* by the presence of  $P_1$  and  $P_a$ , being the only species of the genus known to possess these basal pinnules.

### Family ATELECRINIDAE

#### *Atelecrinus wyvilli* P. H. Carpenter

Fig. 2

*Atelecrinus wyvilli* P. H. Carpenter, 1882: 492; A. H. Clark & A. M. Clark, 1967: 820—823, fig. 52.

*Atelecrinus wyvillii*: P. H. Carpenter, 1888: 72, pl. 6, figs. 4, 5.

*Atelecrinus sulcatus* A. H. Clark, 1912 a: 152; 1918: 267—268, fig. 16, pl. 26, fig. 94.

**Material.** Deutsche Tiefsee-Expedition station 210,  $6^{\circ} 53' N.$ ,  $93^{\circ} 33' E.$  (N.W. of Sumatra), 753 metres; 2 specimens.

Since one of these two still retains some entire cirri and these have never been described for this species it seems worthwhile to give a full description here.

**Description.** The arms remain intact for up to 70 mm. and at this distance from the base they are extremely attenuated and cease to bear pinnules. The breadth at the first syzygy (brachials 3+4) is 0.85 mm. and the length from the proximal edge of the  $IBr_1$  to the second syzygy at 6+7 is 5.25 mm.

The centrodorsal is tall conical, 2.1 mm. high and 1.75 mm. in basal width. Its apex is constricted between five interrarial narrow vertical flanges, which extend between the apicalmost cirrus sockets though each flange has one or more steps level with the apical edges of these sockets. The basal half of each interrarial area is almost flat. The cirri number c.XXV, there being only two or three in each of the ten columns. The two columns in each radial area are very close together with the sockets alternating in level but quite distinct from each other, not at all confluent. The base of the centrodorsal adjacent to the ring of basal is almost bare and smooth, the lowest sockets being spaced from the edge and with less marked paired elevations than the majority of sockets.

The longest cirri are 30 mm. long and have 29—31 segments, the first two very short, but all those following the third one much longer than broad (fig. 2). In the distal part the cirrus has a ventral flange so that in side view it remains wide for much of its length. The cirrus that arises nearest the apex is much more slender and only 12 mm. long with 20 segments. The terminal claws are barely curved and there are no opposing spines.

The basals form a complete ring around the base of the centrodorsal leaving no spaces between. The radials are relatively long, about two-thirds as long as the  $IBr_1$ , which are separated right from the base laterally

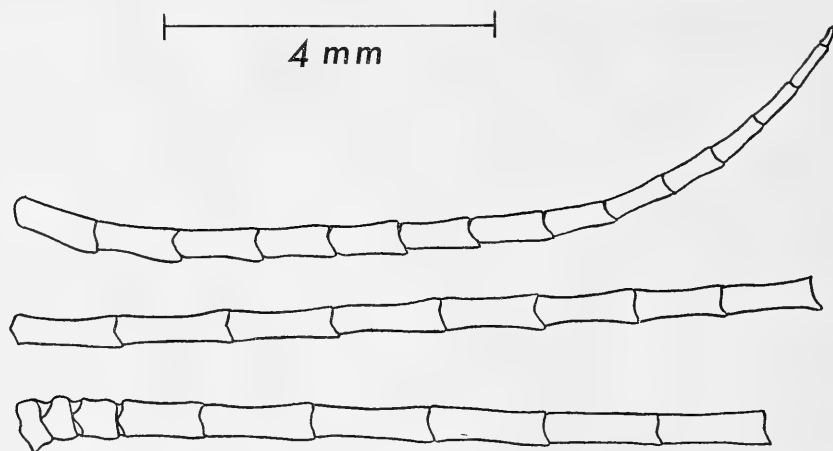


Fig. 2. *Atelecrinus wyvilli* (P. H. Carpenter). Longest cirrus (drawn in three parts).

and have rounded sides with only a small triangular projection at the distal end on each side. This matches the small lateral flange each side of the axillaries, which are otherwise relatively long and smooth.

The arms are cylindrical with the brachials becoming progressively more attenuated, so that the distalmost ones remaining resemble the cirrus segments, though the consecutive ones are variable in length since some of them are syzygial pairs. The proximal syzygies are 3+4, 6+7, 9+10 and 12+13 or 13+14 as a rule and the distal ones are separated usually by only two or three muscular joints.

The first pinnule does not occur until  $Br_{15}$  or  $Br_{16}$  and may be reduced in size, only 2 mm. long with but 8 segments, or slightly longer with 10 or 11 segments, considerably elongated beyond the first one or two. When it occurs on the outer side of the arm this pinnule is usually equivalent to a  $P_7$ .  $P_8$  has 10 or 11 segments and is over 3 mm. long. The following pinnules become somewhat longer and their segments are very attenuated and slightly swollen at the joints. The distalmost pinnule is on about the eightieth brachial beyond which there are 17 further brachials in the most nearly intact arm.

The second specimen has lost most of the cirri completely. It is slightly larger, the centrodorsal 2.35 mm. high and 1.85 mm. wide basally. It is coarser apically with irregular projections rather than the thin interradiar flanges of the smaller specimen. The cirri number c.XLIII, there being four, sometimes five, in each column, but a few of the peripheral ones were probably immature. The arm breadth at the first syzygy is 1.1 mm. The first pinnule may arise on the fifteenth brachial; a complete one has 13 segments and measures 3.7 mm. in length.

**Remarks.** This record extends the known range of the species into the eastern part of the Indian Ocean. It was hitherto recorded from Fiji to the Moluccas and Borneo.

## ADDITIONAL RECORDS

## South Africa:

*Comanthus wahlbergi* (J. Müller)

Deutsche Tiefsee-Expedition station 100, 35° 3' S., 24° 59' E. (near Port Elizabeth), 100 metres; 3 specimens.

*Embryometra mortenseni* Gislén

Station 100 (as above); 2 specimens.

## Japan and Formosa:

*Comanthus parvicirra* (J. Müller)

Nagasaki; Schmidt, 1901; 2 specimens.

*Dichrometra doederleini* (de Loriol)

Misaki; Schmidt; 1 specimen.

*Comantheria intermedia* A. H. Clark

Fukuura, Sagami Bay, 5/II/1904; Haberer; 1 specimen.

*Neometra multicolor* (A. H. Clark)

Sagami Bay station 7, Okinose Bank, 250 metres; Doflein, no. 673; 2 specimens.

*Amphimetra tessellata discoides* (A. H. Clark)

Takao, South Formosa, June 1903; Haberer; 2 specimens.

*Cyllometra manca* (P. H. Carpenter)

Sagami Bay station 7, Okinose Bank, 250 metres, Doflein, no. 671; 1 specimen.

Sagami Bay; Haberer; 1 specimen.

Yagoshima, 150 metres, 31/X/1904; Doflein, no. 586; 1 specimen.

*Colobometrid* sp. [Between *Cyllometra* and *Oligometra*]

Dzushi, 120 metres, 2/XI/1904; Doflein, no. 619; 1 specimen.

North Formosa, May 1903; Haberer; 1 specimen.

*Antedoninae* sp., juvenile

Sagami Bay, Misaki, 50—80 metres; Doflein, no. 613, 20/X/1904; 1 specimen.

*Florometra mariae* (A. H. Clark)

Entrance to Tokio Bay, 600 metres, 27/X/1904; Doflein, no. 330; 1 specimen.

*Florometra asperrima* (A. H. Clark)

No. 57, 1900; Schmidt [Must be from Japan Sea.]; 1 specimen.

## Mediterranean:

*Antedon mediterranea* (Lamarck)

Villafranca (Villefranche), S. France; 1 specimen.

Secca Grande, July, 1910; 1 specimen.

## References

- Barrett, L., 1857: On two species of Echinodermata new to the fauna of Great Britain. — Ann. Mag. nat. Hist., (2) 19: 43—44.
- Carpenter, P. H., 1880: On the genus *Solanocrinus*, Goldfuss, and its relations to recent *Comatulæ*. — J. Linn. Soc. Lond. (Zool.), 15: 187—217, 3 pls.
- Carpenter, P. H., 1882: Descriptions of new or little-known *Comatulæ*. 1. On the species of *Atelecrinus* and *Eudiocrinus*. — J. Linn. Soc. Lond. (Zool.), 16: 487—501.
- Carpenter, P. H., 1888: *Crinoidea*. Pt. II. *Comatulæ*. — Rep. Scient. Results Voy. Challenger (Zool.) 26 (60): 1—401, 70 pls.
- Clark, A. H., 1908: New genera of unstalked crinoids. — Proc. biol. Soc. Wash., 21: 125—136.
- Clark, A. H., 1909: New recent Indian crinoids. — Proc. biol. Soc. Wash., 22: 143—152.
- Clark, A. H., 1909a: Descriptions of seventeen new species of crinoids. — Proc. U. S. natn. Mus., 36: 633—651.
- Clark, A. H., 1912: Echinoderma of the Indian Museum. Pt. VII. *Crinoidea*. Calcutta. 325 pp., 61 figs.
- Clark, A. H., 1912a: Description of twenty new unstalked crinoids, belonging to the families *Antedonidae* and *Atelecrinidae*, from the Dutch East Indies. — Notes Leiden Mus., 34: 129—155.
- Clark, A. H., 1913: Notes on the recent crinoids in the British Museum. — Smithson. misc. Coll., 61 (15): 1—89.
- Clark, A. H., 1917: A revision of the crinoid family *Antedonidae*, with the diagnoses of nine new genera. — J. Wash. Acad. Sci., 7 (5): 127—131.
- Clark, A. H., 1918: The unstalked crinoids of the Siboga Expedition. — Siboga Exped., 42 B: 1—300, 28 pls.
- Clark, A. H., 1929: On some recent crinoids in the collection of the British Museum. — J. Linn. Soc. Lond. (Zool.), 36: 635—664, 5 pls.
- Clark, A. H., 1932: On a collection of crinoids from the Indian Ocean and the Bay of Bengal. — Rec. Indian Mus., 34 (4): 551—566, 2 pls.
- Clark, A. H., 1937: *Crinoidea*. — Scient. Rep. John Murray Exped., 4 (4): 88—108, 1 pl.
- Clark, A. H., 1937a: *Crinoidea*. — Scient. Res. Austral. Ant. Exped., (C) 8 (4): 5—18.
- Clark, A. H., 1950: A monograph of the existing crinoids. Pt. 4c. Superfamily *Tropiometrida* (part). — Bull. U. S. natn. Mus., 82 (4c): 1—383, 32 pls.
- Clark, A. H., & Clark A. M., 1967: A monograph of the existing crinoids. Pt. 5. Suborders *Oligophreata* (concluded) and *Macrophreata*. — Bull. U. S. natn. Mus. 82 (5): 1—860, 53 figs.
- Döderlein, L., in Chun, C., 1900: Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der deutschen Tiefsee-Expedition. Jena. viii+550 pp., 46 pls. 390 figs.
- Gislén, T., 1922: The crinoids from Dr. S. Bock's Expedition to Japan, 1914. — Nova Acta R. Soc. sci. Upsaliensis, (4) 5 (6): 1—183, 162 figs., 2 pls.
- Gislén, T., 1927: Japanese crinoids. — Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren., 83: 1—69, 2 pls.
- Gislén, T., 1928: Notes on some crinoids in the British Natural History Museum. — Ark. Zool., 19 A (32): 1—15.
- Gislén, T., 1938: Crinoids of S. Africa. — K. svensk. Vetensk. Akad. Handl., (3) 17 (2): 1—22, 26 figs., 2 pls.
- Koehler, R., 1921: Echinodermes. — Faune de France. Paris. 210 pp., 153 figs.
- M'Andrew, R., & Barrett, L., 1857: List of the Echinodermata dredged between Drontheim and the North Cape. — Ann. Mag. nat. Hist., (2) 20: 43—46.
- Mortensen, T., 1927: Handbook of the Echinoderms of the British Isles. London. ix+471 pp., 269 figs.
- Utinomi, H., & Kogo, I., 1965: On some Comatulids from the coastal sea of Kii Peninsula. — Publ. Seto mar. biol. Lab. 13 (4): 263—286, 14 figs., 1 pl.

Address of the Author:

Ailsa M. Clark, British Museum (Nat. Hist.), Department of Zoology,  
Cromwell Road, London, S.W. 7.

**VERÖFFENTLICHUNGEN**  
der  
**ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG**  
**MÜNCHEN**

**Untersuchungen**  
**über die europäischen Vertreter der**  
**Taeniothrips-atratus-Gruppe**  
**(Thysanoptera, Thripidae)**

von

**ERICH TITSCHACK**

(Mit 22 Abbildungen und 31 Tabellen)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 175—254	München, 15. April 1968
------------------------------------	---------	------------	-------------------------





**Untersuchungen**  
**über die europäischen Vertreter der**  
**Taeniothrips-atratus-Gruppe**  
**(Thysanoptera, Thripidae)**

von

**ERICH TITSCHACK**

(Mit 22 Abbildungen und 31 Tabellen)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 175—254	München, 15. April 1968
------------------------------------	---------	------------	-------------------------



Im Rahmen meiner Veröffentlichungen über *Aeolothrips propinquus* (Verh. Ver. naturw. Heimatforschung, Hamburg, 34: 62—74 und 36: 31—65) untersuchte ich im Frühling 1962 und 1963 in den Sanddünen von Saler (12 km südl. von Valencia, Spanien), gleich landwärts vom niedrigen Meeresdeich, verschiedene *Echium*-Arten auf ihren Thysanopterenbestand. Obwohl größere Pflanzenmengen in meinen Säcken von 30 × 40 cm eingebeutelt wurden, war das Ergebnis im großen und ganzen entmutigend, um nicht zu sagen negativ. Vier Proben erbrachten nur einige zufällig versprengte oder verwehte Tiere, die sicherlich in keiner natürlichen Beziehung zu den Pflanzen stehen. 1. *Echium vulgare* L.<sup>1)</sup> s. l. vom 28. 4. 1962: 1 ♀ *Aeolothrips intermedius* Bagnall 1934. 2. *Echium sabulicolum* Pomel var. *confusum* (Cörncy) Klotz vom 28. 4. 1962: 1 ♀ *Chirothrips* spec. und 2 ♀♀ *Thrips angusticeps* Uzel 1895. 3. Die gleiche Pflanzenart vom 30. 4. 1962, blau blühend, große Flächen auf dem losen Sande bedeckend: 2 ♀♀ *Taeniothrips discolor* Karny 1907 und 1 ♀ *Frankliniella intonsa* Trybom 1895. 4. *Echium vulgare* L. s. l. vom 17. 5. 1963: 1 ♀ *Aeolothrips tenuicornis* Bagnall 1926 f. *clavicornis*.

Nur eine 5. Probe, die ich am 29. 4. 1962 schnitt und (ohne nähere Untersuchung) für eine *Echium*-Art hielt, war reich besetzt. Sie ergab, ohne Beimischungen anderer Thysanopteren, 6 ♂♂, 226 ♀♀ und 1 Larve eines Blasenfußes, der sich bei genauem Studium als neu erwies, nunmehr den Namen *Taeniothrips oneillae* führt und weiter unten beschrieben wird. Dieses auf den ersten Blick auffallende Verhalten einer Probe im gleichen Biotope erklärte sich später aus sich heraus: Die ursprünglich als *Echium* angesprochene Pflanze wurde durch Herrn Dr. Wagenitz als *Alkanna tinctoria* (L.) Tausch bestimmt.

### ***Taeniothrips oneillae* nov. spec. Beschreibung der Weibchen**

**Färbung.** Kopf, Brust und Hinterleib dunkelbraun, Beine desgleichen, Fühler ebenfalls dunkelbraun, nur beim 3. Fühlerglied ist das Stielchen hell mit dunklem Ringe. Ocellarpigment rot. Borsten auf den Fühlern, Flügeln, auf Thorax und Abdomen braun. Vorderflügel braun, an der Basis aufgehellte, aber Schuppe getrübt. Flügeladern deutlich dunkel hervorgehoben. Hinterflügel ganz schwach gelblich, mit einem deutlichen Längsstreifen in der Mitte.

<sup>1)</sup> Die Belegpflanzen zu meinen spanischen Thysanopterenfängen determinierten: Ausbeute 1962: Sra. J. Marti de Tortajada, Doctora en Ciencias Naturales, Madrid; Ausbeute 1963: Dr. G. Wagenitz, in Zusammenarbeit mit den Herren Schultze-Motel, Eckardt, Melchior und Fr. E. Potz tal, alle vom Botanischen Garten und Museum in Berlin-Dahlem. Die *Echium*-Arten der beiden Reisen revidierte schließlich als Spezialist für diese Gattung Dr. G. Klotz, Universität Halle. Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle den erwähnten Damen und Herren für diese Unterstützung von botanischer Seite nochmals meinen besten Dank auszusprechen.

**Kopf.** Deutlich breiter als lang, Wangen etwas gewölbt. Mundkegel verhältnismäßig lang, nach unten vorgezogen; auf den Bauch gelegte Tiere verkanten sich daher beim Auflegen des Deckgläschens. Maße für die Länge und Breite des Kopfes sind daher nur exakt bei Exemplaren zu gewinnen, die auf den Rücken gelegt werden. — Interocellarborsten etwas seitlich hinter dem vorderen Ocellus, weit vor den hinteren Ocellen entspringend,

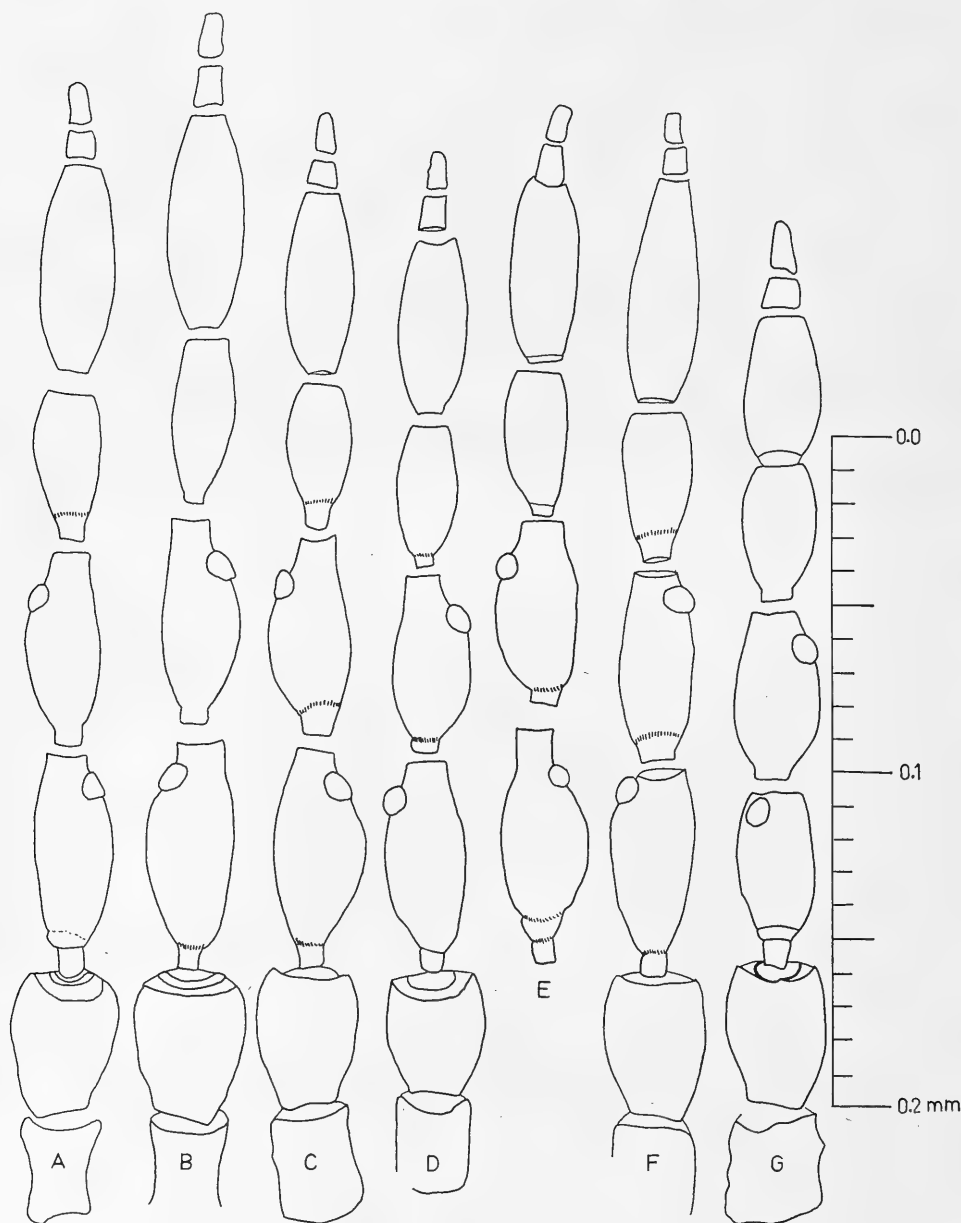


Abb. 1: Weibliche Fühler, von der Seite gesehen. A *Taeniothrips atratus*. B *T. montanus*. C *T. montanus* var. D *T. linariae*. E *T. hildeae*. F *T. simplex*. G *T. oneillae* n. sp.

verhältnismäßig kurz. Postocularreihe mit kleinen Börstchen besetzt, die von median nach lateral etwas an Länge zunehmen. — Hinterhaupt mit kräftigen, nicht anastomosierenden, unregelmäßig verlaufenden Querlinien.

1. Fühlerglied (Abb. 1 und 2) zylindrisch. 2. Fühlerglied an der Basis geschnürt. 3. Fühlerglied mit gut ausgebildetem Stielchen, kurzem, plumpem

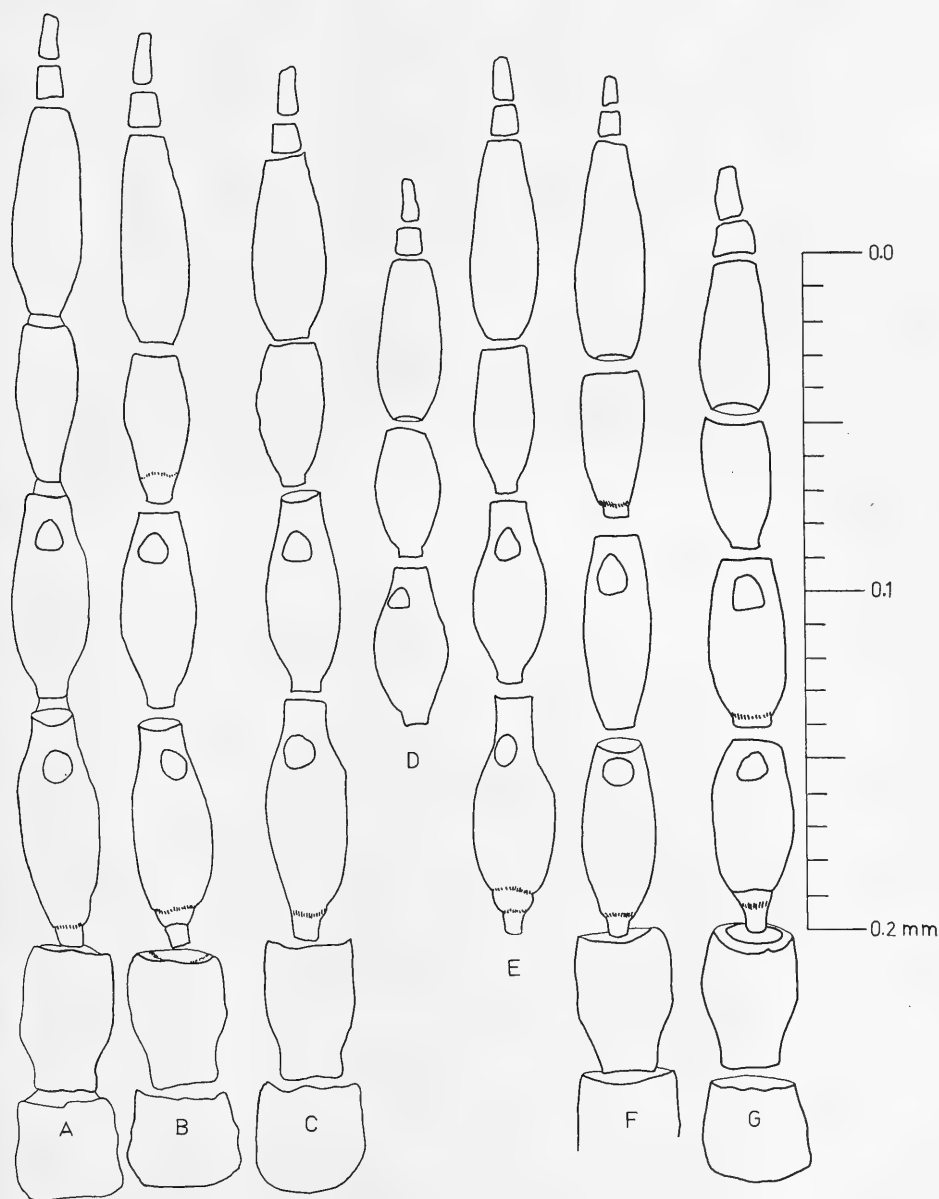


Abb. 2: Weibliche Fühler, von der Fläche gesehen. A *T. atratus*. B *T. montanus*. C *T. montanus* var. D *T. linariae*. E *T. hildeae*. F *T. simplex*. G *T. oneillae* n. sp.

Gabeltrichom, verhältnismäßig elliptisch, größte Breite in der Mitte. 4. Fühlerglied mit deutlich verengter Basis, nach distal oft geradlinig zugespitzt. Plumpes, kurzes Gabeltrichom. 5. Fühlerglied basal verengt wie das 4. 6. Fühlerglied basal gerundet, ohne Stielabschnitt, distal sich regelmäßig zuspitzend. 7. Fühlerglied breit auf dem 6. sitzend, trapezoid, ohne Stufe ins 8. übergehend. So kommt es zu keinem scharf abgesetzten Stylus. Man hat vielmehr den Eindruck einer allmählich an Größe abnehmenden Gliederkette; verstärkt wird dieser Eindruck noch dadurch, daß die Glieder nach der Spitze zu auch an Breite allmählich verlieren. Borsten auf den Fühlergliedern 2 bis 5 kräftig und dunkel. — Auffallend bleibt auf jeden Fall das kurze 6. Fühlerglied, das vom 3. und 4., was die Länge anbetrifft, übertroffen wird und  $50\ \mu$  bei keinem der untersuchten Stücke erreicht. Charakteristisch für den Fühler dieser Art ist demnach, neben der Färbung, seine gedrungene Gestalt und das Fehlen von Schnürungen in den distalen Partien seiner Glieder.

3. (distales) Glied des Maxillartasters am längsten.

**Thorax. Pronotum.** Vorn geradlinig abgeschnitten, auf der Fläche unregelmäßig mit nur 24—26  $\mu$  langen Haaren besetzt. Seitlich in der Nähe des Vorderrandes je ein etwas längeres Haar, das bis 35,7  $\mu$  messen kann. Lateralborsten länger. Hintereckenborsten praktisch gleich lang: Bei 38 Messungen war die äußere Borste 19mal etwas länger, 9mal etwas kürzer als die innere; in 10 Fällen erweisen sich die beiden Borsten als gleich lang.

**Mesosternum** mit kräftiger Spinula; beim **Metasternum** fehlt diese.

**Vorderflügel.** Auf dem Schuppenrande 5 oder 6, ausnahmsweise 7 Borsten, die kürzer sind als die Einzelborste auf der Fläche. Erste Costalborste auf dem Flügelrande liegend. Ansonsten schwankt die Anzahl der Costalborsten etwas. Bei den weiter unten in den Tabellen mitgeteilten Zählungen wurde die Spitzenborste und die schwächere, davorstehende nicht gezählt. Borstenlücke auf der Hauptader deutlich. Fransen des Hinterrandes onduliert.

**Abdomen. Tergite.** Auf jeder Tergithälfte die üblichen 5 Borsten (Abb. 3). Am Seitenrande des II. Segmentes stehen die Borsten Bo 3 bis Bo 5 in einer Reihe hintereinander; bei den weiter hinten gelegenen Segmenten löst sich nun die mittlere Borste, also Bo 3, aus diesem Verbande und rückt etwas nach median. Auf dem V. bis VIII. Segmente der übliche Kammbogen, der auf Segment V zwischen Bo 3 und Bo 2 verläuft. Auf Segment VI bis VIII tritt an sein kaudales Ende die Bo 3, die gleichzeitig klein und hakenförmig wird. Auch die Bo 2 des Segments VIII verlagert sich nach median und bildet mit Bo 1 eine Paareinheit. In 20 untersuchten Fällen ist dabei auf dem VIII. Tergit Bo 1 länger als Bo 2, in 10 Fällen konstatiert man das Umgekehrte, in 7 Fällen erweisen sich die beiden Borsten als gleich lang. Der Abstand der linken Bo 2 von der rechten auf dem VIII. Segment variiert verhältnismäßig stark. — An den Seiten des Hinterrandes der Tergite — besonders der vorderen — kleine, flache lappenförmige Vorsprünge, auf denen manchmal winzige Zähnchen sitzen.

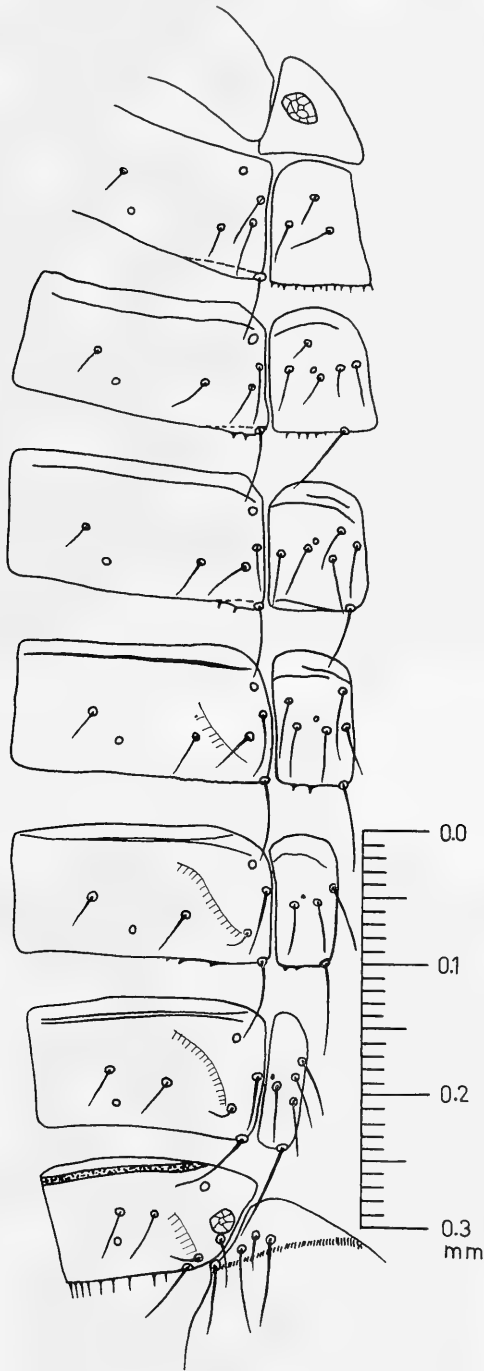


Abb. 3: *Taeniothrips oneillae* n. sp. ♀. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I.—VIII. Segmentes.

Kamm am Hinterrande des VIII. Tergit mit langen, spitzen, nicht dicht stehenden Zähnnchen, jedes auf einer trapezoiden Basalplatte. Seitlich von Bo 5 fehlen Kammzähnnchen, nur mehr oder minder gut ausgebildete Höckerchen, ohne Zähnnchen, lassen sich erkennen. Bei den weiter unten mitgeteilten Zählungen bleiben Basalhöcker ohne Zähnnchen unberücksichtigt.

Tergum des IX. Segmentes mit 4 Sinnesporen.

X. Segment kurz, der dorsale Spalt reicht über  $\frac{3}{4}$  seiner Länge (Abb. 4).

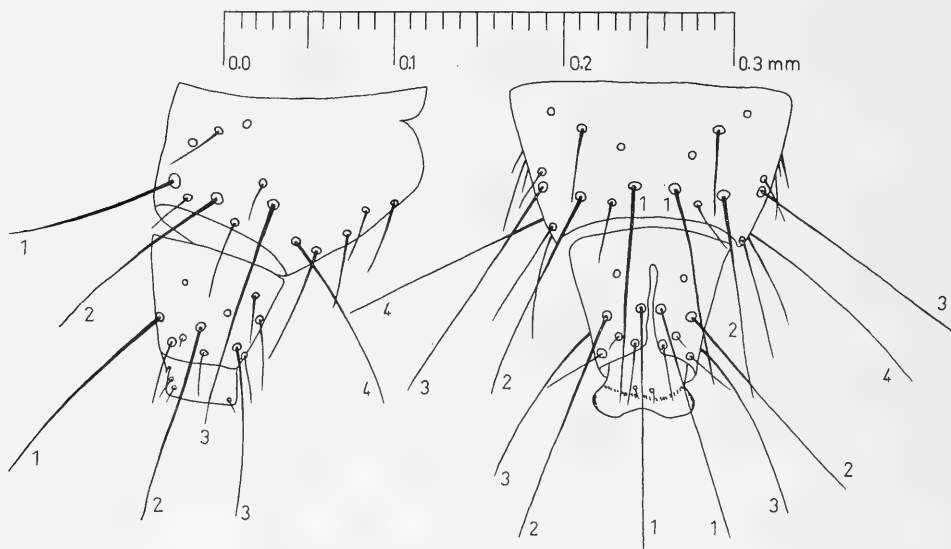


Abb. 4: *Taeniothrips oneillae* n. sp. Weibliches Hinterende (IX. und X. Segment). Links von der Seite, rechts vom Rücken. Die Zahlen beziehen sich auf die Borstenbezeichnung in den Tabellen.

Dorsopleurite (Abb. 3) mit höchstens einer Hinterrandborste und wechselnder Anzahl Borsten auf der Fläche besetzt. Die Marginalborste fehlt auf dem II. Segment, steht auf dem III. (und IV.) Segment mehr oder minder in der Mitte des Hinterrandes und rückt erst ab Segment V an die ventrale Ecke. Bei den wenigen auf der Seite liegenden Exemplaren meiner Präparate sehe ich auf dem II. Dorsopleuriten 2—3, auf dem III. 4—6, auf dem IV. 5—6, auf dem V. 3—5, auf dem VI. 3, auf dem VII. 3—4 Flächenborsten. Dazu kommt je ein Sinnesgrübchen (Mikroporus) auf den Platten des III. bis VII. Segmentes. Der Hinterrand der Dorsopleurite des II. Segmentes besitzt ein Zahnkämmchen; Spuren eines solchen sind auch noch auf den entsprechenden Platten des III. bis VI. Segmentes zu erkennen.

Sternite. (Abb. 5.) Auf dem III. Sternit 2 runde Chitinfenster. — Akzessorische Borsten finden sich auf den Sterniten II bis VII, und zwar zahlreicher als bei den übrigen Arten der *Taeniothrips-atratus*-Gruppe. Auf dem II. Sternit vermisste ich sie bei 2 Weibchen (unter 38 untersuchten Tieren); im Höchsthalle kommen auf diesem Segment 3 Borsten vor. Das VI.



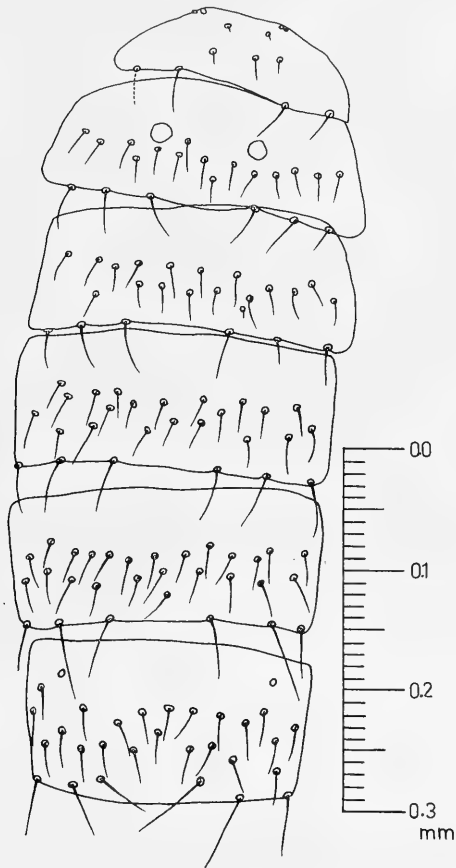


Abb. 5: *Taeniothrips oneillae* n. sp. ♀. Abdominalsternite II bis VII. Auf dem III. Sternit die Chitinfenster.

und VII. Segment sind dichter behaart als das III. und IV. An sich verteilen sich die Borsten unregelmäßig auf der Fläche, mit einiger Phantasie könnte man von 2 Reihen sprechen. — Auf dem kranialen Rande des II. Sternites werden ferner kleine Sinnesstifte sichtbar, wie solche auch auf seiner Fläche — einmal verdoppelt — und auf den übrigen Sterniten vorkommen. Bei den Zählungen der akzessorischen Borsten, die ich weiter unten in den Tabellen bringe, wurden diese Sinnesstifte natürlich nicht berücksichtigt.

**Die Holotype.** Da wir Artsystematik betreiben und dieser voll gerecht werden, wenn nicht ein Einzelstück genau beschrieben, sondern die Variation seiner Merkmale erfaßt wird, habe ich auch für diese nov. spec. eine größere Anzahl Exemplare ausgemessen, die Minimal-, Maximal- und Durchschnittswerte weiter unten bekanntgegeben. Bei den Thysanopteren ermöglicht erst das Studium mehrerer Tiere, die erfahrungsgemäß im Präparat immer etwas verschieden liegen und ergänzende Aufschlüsse gewäh-

ren, von jeder Einzelheit eine Vorstellung zu erhalten, die dann durch seitlich montierte, aufgehellte, mazerierte usw. Stücke schließlich sich zu einem klaren und sicheren Bild verdichtet. Mit der Beschreibung eines einzelnen Exemplares ist kaum jemand gedient, und die Forderung besonderer Angaben über die Holotype erscheint mir für die Thysanopteren abwegig. Trotzdem sollen solche nicht fehlen. Daß der Typus in der Originalserie deutlich kenntlich gemacht werden muß, um spätere Abtrennungs- oder Verbesserungsbestrebungen zu erleichtern, versteht sich von selbst.

Maße der Holotype (♀): Kopflänge 128,5 µ, Kopfbreite über die Augen hin 155,6 µ, Kopfbreite über die Wangen hin 169,0 µ. Interocellarborsten liegen mit der Spitze über den Augen und sind nicht zu messen. Mittlere Postoculare 16,6 µ, seitliche Postoculare 20,0/23,8 µ.<sup>2)</sup> Länge der Fühlerglieder: 1. Gl. 33,8/35,7 µ, 2. Gl. 45,7/42,8 µ, 3. Gl. 54,7/57,1 µ, 4. Gl. 53,3/51,9 µ, 5. Gl. 39,5/42,4 µ, 6. Gl. 45,2/43,8 µ, 7. Gl. 10,0/10,9 µ, 8. Gl. 14,3/14,3 µ. Breite der Fühlerglieder: 1. Gl. 36,6/35,7 µ, 2. Gl. 30,9/31,9 µ, 3. Gl. 26,3/25,7 µ, 4. Gl. 25,7/24,8 µ, 5. Gl. 21,4/20,9 µ, 6. Gl. 21,4/22,4 µ, 7. Gl. (an der Basis gemessen) 12,4/12,4 µ, 8. Gl. 7,6/7,6 µ. Borsten auf dem 3. Fühlergliede 40,4/42,8 µ, Borsten auf dem 4. Fühlergliede 38,1/38,2 µ. Pronotumlänge 166,5 µ, Pronotumbreite 219,0 µ. Längste Vorderrandborste 33,3/33,3 µ, Lateralborste 38,1/42,8 µ, äußere Hintereckenborste 88,0/97,6 µ, innere Hintereckenborste 85,7/95,2 µ. Anzahl der Borsten zwischen der medianen Hinterrandborste und der inneren Hintereckenborste 2/2. Mediane Hinterrandborste des Pronotums 52,4/47,6 µ.

Anzahl der Borsten des Vorderflügels: Schuppenrand 5/7, Costa 26/26, Basis der Hauptader 4+3/4+3, Distalteil der Hauptader 9/9, Nebenader 14/13. Letzte Hauptaderborste 71,4/72,4 µ, vorletzte Hauptaderborste 57,6/— µ.

VIII. Abdominalsegment: äußere Dorsalborste 38,1/33,8 µ, innere Dorsalborste 40,4/38,1 µ. Abstand der äußeren Dorsalborsten von einander 138,0 µ. Kammzähne 12.

IX. Abdominalsegment: Dorsalborste 52,4/47,6 µ. Bo 1 116,6/116,6 µ, Bo 2 114,2/117,6 µ, Bo 3 130,9/138,0 µ, Bo 4 121,4/138,0 µ. Welche Borste gemeint ist, ersieht man aus Abb. 4.

X. Abdominalsegment: Bo 1 138,0/142,8 µ, Bo 2 135,6/142,8 µ, Bo 3 109,5/100,0 µ.

Anzahl der akzessorischen Borsten auf den Abdominalsterniten: II. 1 St., III. 15 St., IV. 19 St., V. 25 St., VI. 23 St., VII. 27 Stück.

### Beschreibung der Männchen

**Färbung.** Kopf dunkel braun, Abdomen braun, nach hinten dunkler werdend. Alle 3 Thoraxabschnitte hellbraun. Ocellenpigment tief rot. Fühler im ganzen etwas heller als bei den Weibchen, durchgehend und gleichmäßig in den Gliedern braun. Nur das Stielchen des 3. Gliedes bleibt hell mit dunk-

<sup>2)</sup> Mit dem Schrägstrich halte ich die Angaben der beiden Körperseiten auseinander.

lem Ringe. Auch das 2. Glied am Distalrande eine Spur aufgeheilt. Beine braun, Tarsen etwas heller. Flügel schwach gelb tingiert, Aderborsten ziemlich hell. Körperborsten am Thorax und Abdomen hellbraun.

**Kopf.** Kopf breiter als lang<sup>3)</sup>, Wangen etwas vorgewölbt. Oberfläche des Hinterkopfes mit 5—6 scharfen, nur ausnahmsweise anastomosierenden Querlinien. Mundkegel wie bei den Weibchen stark hypognath; auch die Männchen verkanten durch den Druck des Deckgläschens ihren Kopf, wenn sie bei normaler Montage auf dem Bauche liegen. Maxillartaster mit hellem, an der Spitze etwas verbreitertem Endgliede. Ocellarhügel gut abgesetzt. Interocellarborsten etwas hinter und zu beiden Seiten des Vorderocellus. Postocularborsten mäßig lang, die seitlichen kürzer als die mittleren.

2. bis 6. Fühlerglied mit langen gebogenen Haaren. Fühler breit am Kopfe entspringend (Abb. 6 und 7). 1. Fühlerglied zylindrisch, bei Betrachtung von oben breit erscheinend; in Seitenansicht wird es vom 2. Fühlerglied übertroffen. 2. Fühlerglied an der Basis etwas geschnürt. 3. Fühlerglied schwach gewölbt, ohne Schnürungen am distalen Ende, mit langem konischen Stielchen. Gabeltrichom auffallend kurz, mit breiten Hörnern, die nicht zugespitzt sind wie bei den Weibchen. 4. Fühlerglied gewölbt, an der Basis mehr oder weniger breit gestielt; Gabeltrichom wie beim 3. Gliede. 5. Fühlerglied mit deutlich abgesetztem breiten Siel. 6. Fühlerglied an der Basis abgerundet, auffallend kurz, sich allmählich verschmälernd. 7. und 8. Fühlerglied kurz, konisch.<sup>4)</sup>

**Thorax.** Pronotum verhältnismäßig lang, auf der Fläche mit zahlreichen zarten, gelben Haaren bedeckt. Am Vorderrande oder an den Vorderecken keine Borsten, die durch ihre Länge auffallen. Innere Hintereckenborste kaum auffällig länger als die äußere.

**Flügel.** Schuppenrand mit 5—7 Borsten, auf der Schuppenfläche eine lange Borste. Vorderrand zum Teil mit Wimpern, Hinterrand mit ondulierten Fransen. Die proximale Borste der Costa ist klein und liegt auf der Flügelfläche. Zählung der Costalborsten wie beim Weibchen. Erste Borste der Hauptader klein. Basalborsten der Hauptader in 2 Gruppen. Lücke zwischen den basalen und distalen Borsten gewöhnlich deutlich; nur ausnahmsweise verschieben sich in diese benachbarte Borsten und machen es schwer, zu entscheiden, ob solche Borsten in der Lücke zum basalen oder distalen Abschnitt der Hauptader gehören.

<sup>3)</sup> Die Kopflänge wird über die Augen hinweg gemessen, die Kopfbreite 1. über die Augenmitte, 2. über die Wangen. Die weiter unten mitgeteilten Maße für die Augenbreite führe ich nur mit Vorbehalt an, da wohl die Cornea klare Meßpunkte ergibt, die mediane Abgrenzung aber durch verlagertes Augenpigment meistens verdeckt ist. Exakte Werte hierzu wären nur nach Mazeration in KOH zu erreichen.

<sup>4)</sup> Die Breite dieser Glieder messe ich an ihrer Basis.

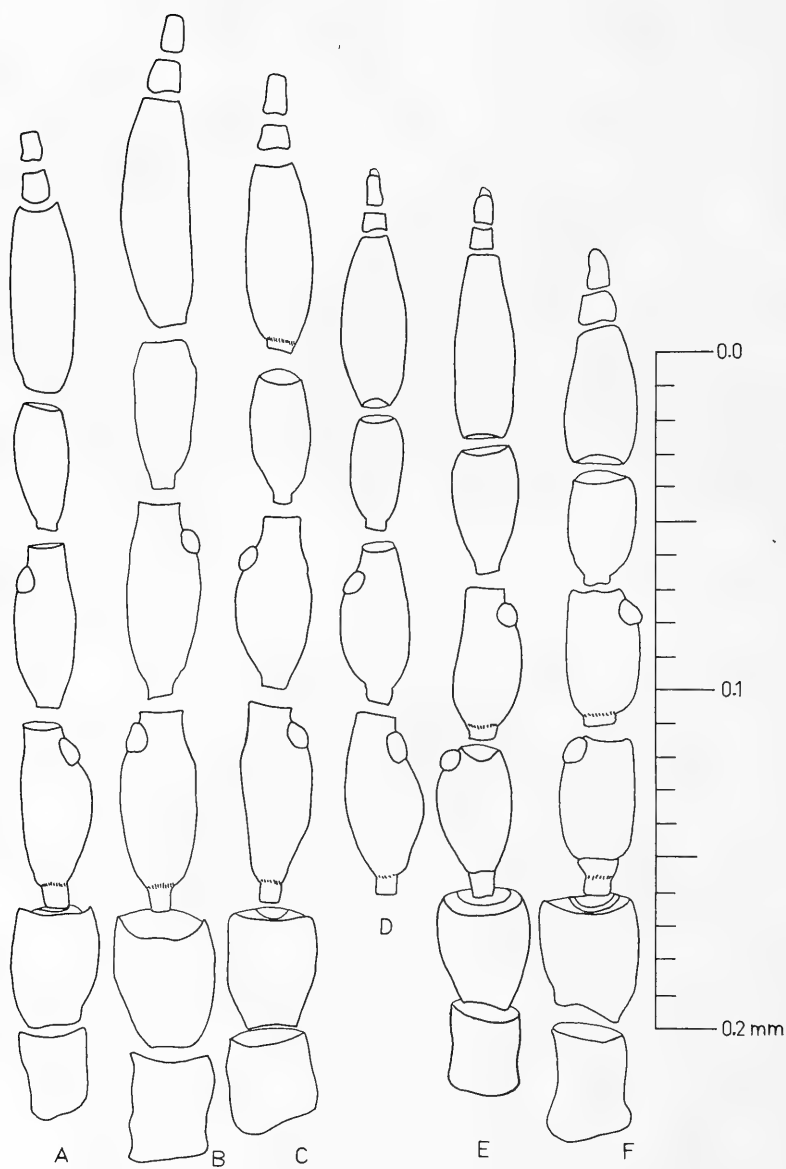


Abb. 6: Männliche Fühler, von der Seite gesehen. A *Taeniothrips atratus*. B *T. montanus*. C *T. montanus* var. D *T. linariae*. E *T. simplex*. F *T. oneillae* n. sp.

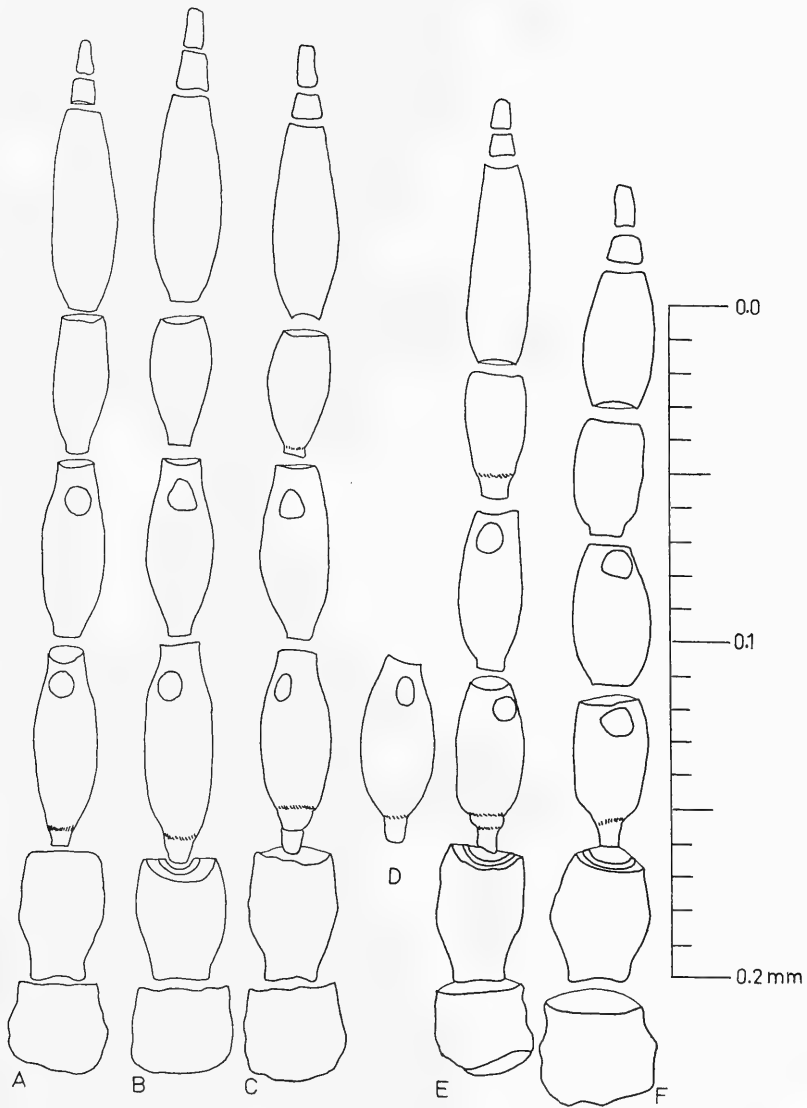


Abb. 7: Männliche Fühler, von der Fläche gesehen. A *T. atratus*. B *T. montanus*. C *T. montanus* var. D *T. linariae*. E *T. simplex*. F *T. oneillae* n. sp.

**Abdomen.** Tergite (Abb. 8). Beborstung wie bei den Weibchen: Auf jeder Seite der Rückenplatte 4 Borsten und eine Hintereckenborste. Auf dem II. Segment stehen Bo 3 und Bo 4 mit der Hintereckenborste ungefähr in einer Linie hintereinander. Dann weiter zum Abdomenende zu verschiebt sich die Bo 3 etwas medianwärts und setzt sich vom VI. Segment, unter Verkleinerung und Krümmung zu einem Häkchen ans Ende der gebogenen Kammleiste. Gleichzeitig rückt die Bo 2 zur Mittellinie zu und bil-

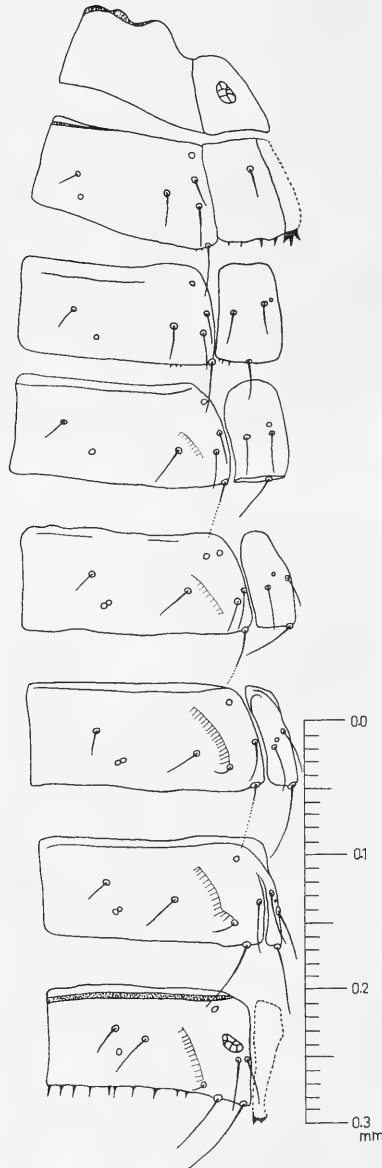


Abb. 8: *Taeniothrips oneillae* n. sp. ♂. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I.—VIII. Segmentes. Beim II. und VIII. Segment sind die Ventropleurite punktiert beigelegt.

det mit der Bo 1 eine Einheit. Auf dem IX. Tergit (Abb. 9) 6 kurze Dornbörstchen, etwa in 3 Querreihen angeordnet. Sinnesporen auf allen Tergiten, auffallend oft verdoppelt. Der seitliche Hinterrand der Tergite I—III trägt einige winzige Kammzähne. Hinterrandkamm auf Segment VIII vorhanden, aber bei manchen Tieren erst bei genauer Betrachtung zu erkennen. Welche Borsten in den Tabellen gemeint sind, ersieht man aus der Abb. 9.

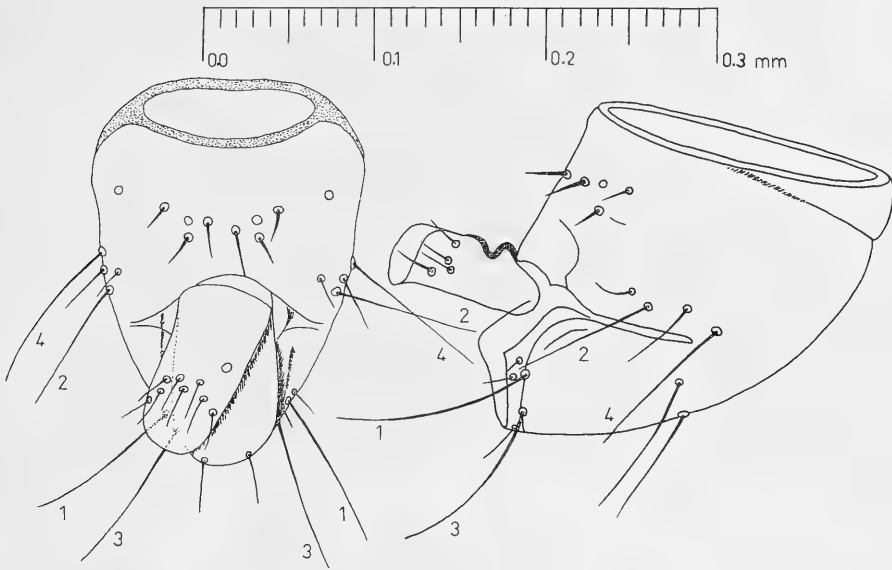


Abb. 9: *Taeniothrips oneillae* n. sp. Männliches Hinterende (IX. und X. Segment). Links vom Rücken, rechts von der Seite. Die Zahlen beziehen sich auf die Borstenbezeichnung in den Tabellen. Die sich vorschiebende Genitalarmatur hat das Tergitplättchen X hoch und zur Seite gehoben; sie selbst ist nicht eingezeichnet.

Dorsopleurite III bis VII (Abb. 8) mit einer Marginalborste und 2 Flächenborsten. Erstere sitzt beim III. Segment ungefähr in der Mitte des Hinterrandes, um weiter nach hinten zu auf den folgenden Segmenten an die ventrale Ecke zu wandern. Auf dem II. Dorsopleuriten finde ich keine Marginalborste und nur eine Flächenborste. Sinnesporen auf den Segmenten III bis VII. Dorsopleurit VIII mit dem Tergiten verschmolzen: Die 2. Borste unterhalb des Stigmas und die äußere Hintereckenborste des Tergits stammen ohne Zweifel vom verschmolzenen Dorsopleuriten. Ob die geschilderten Verhältnisse, besonders was die Anzahl der Flächenborsten anbelangt, allgemeine Gültigkeit haben, lasse ich dahingestellt, da hierzu nur ein auf der Seite liegendes Männchen untersucht werden konnte.

Sternite. Drüsenfelder (Abb. 10) zwar auf den Sterniten III bis VII vorhanden, aber sehr stark reduziert, oval-, kreis- oder fast punktförmig, mit undeutlicher Abgrenzung und anscheinend in Degeneration begriffen.

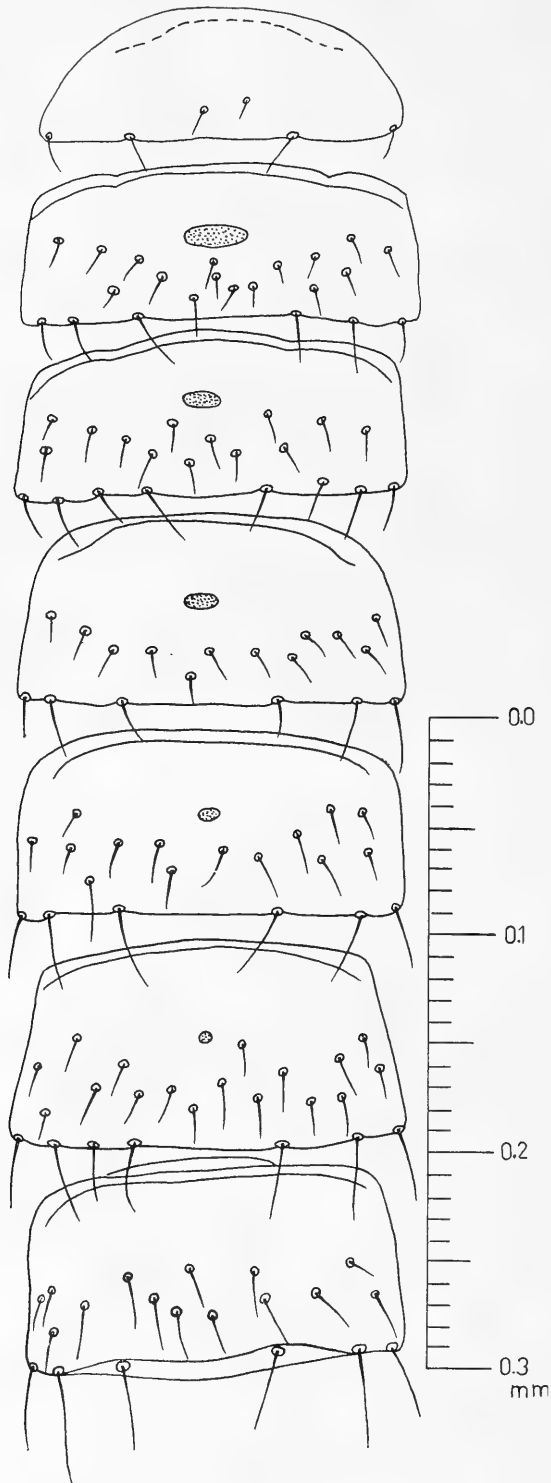


Abb. 10: *Taeniothrips oneillae* n. sp. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert. Auf dem IV. und VII. Segment ist je eine akzessorische Borste an den Hinterrand gerückt, bleibt aber zarter als die übrigen Marginalborsten.



Der Unterschied zu den übrigen Vertretern der *Taeniothrips-atratus*-Gruppe springt so in die Augen, daß schon dieses Merkmal allein es ermöglicht, die nova species zu erkennen. — Um keine Mißverständnisse bei diesen ovalen Gebilden aufkommen zu lassen, sei bemerkt, daß ich hier „Länge“ und „Breite“ im Sinne des Körpers verstehe: Die Breite eines Drüsenfeldes ist also in der Tabelle 29 seine Ausdehnung auf dem Sternit von links nach

Akzessorische Borsten auf den Segmenten II bis VIII, wenn solche auch auf dem II. Sternit nur vereinzelt auftreten oder ganz fehlen können. Dabei sind die einzelnen Bauchschilder mit verhältnismäßig vielen akzessorischen Borsten besetzt. Man könnte nun glauben, daß diese Vermehrung der akzessorischen Borsten nur stattgefunden hat, weil der Rückgang der Drüsenfelder dazu Platz und Möglichkeit bietet. Aber eine so einfache Beziehung wird unwahrscheinlich, wenn man sich daran erinnert, daß auch die Weibchen einen reicheren Besatz mit akzessorischen Borsten erkennen lassen als alle übrigen Arten der *Taeniothrips-atratus*-Gruppe. Es dürfte sich demnach um eine Eigentümlichkeit der nova species handeln.

**Maße der Allotype** (♂): Kopflänge 121,4  $\mu$ . Kopfbreite über die Augen hin 142,8  $\mu$ . Kopfbreite über die Wangen hin 154,7  $\mu$ . Augenlänge 71,4/72,8  $\mu$ . Augenbreite 50,0/47,6  $\mu$ . Interocellarborsten 28,6/28,6  $\mu$ . Mittlere Postocularborsten —/16,6  $\mu$ , andere Postocularborsten 19,0/19,0  $\mu$ . Länge der Fühlerglieder: 1. Gl. 31,9/30,9  $\mu$ , 2. Gl. 40,0/39,0  $\mu$ , 3. Gl. 47,6/47,1  $\mu$ , 4. G. 38,1/42,8  $\mu$ , 5. Gl. 33,3/33,3  $\mu$ , 6. Gl. —/36,6  $\mu$  (etwas gesenkt), 7. Gl. 7,1/9,0  $\mu$ , 8. Gl. 12,8/12,8  $\mu$ . — Breite der Fühlerglieder: 1. Gl. 31,4/30,9  $\mu$ , 2. Gl. 28,6/28,6  $\mu$ , 3. Gl. 21,4/20,9  $\mu$ , 4. Gl. 21,9/21,9  $\mu$ , 5. Gl. 21,4/19,5  $\mu$ , 6. Gl. 21,4/20,9  $\mu$ , 7. Gl. 9,5/11,4  $\mu$ , 8. Gl. 7,1/7,1  $\mu$ . — Längste innere Borste am 3. Fühlerglied 38,1/38,1  $\mu$ , desgleichen am 4. Fühlergliede 33,3/42,8  $\mu$ .

Pronotumlänge 154,2  $\mu$ , Pronotumbreite 195,2  $\mu$ . Längste Borste am Vorderrande 22,8/21,4  $\mu$ . Lateralborste 38,1/33,3  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste 80,9/76,2  $\mu$ , innere Hintereckenborste 90,4/85,7  $\mu$ . Mediane Hinterrandborste 38,6/47,6  $\mu$ . Borstenanzahl zwischen der medianen Hinterrandborste und der inneren Hintereckenborste 1/2.

Schuppenrand mit 5/6 Borsten. Costa 23/23 Borsten. Basale Hauptaderborsten 5/5 St. Distale Hauptaderborsten 8/8 + 1 St. Nebenader 11/9 Borsten. Letzte Hauptaderborste 57,1/57,1  $\mu$ . Vorletzte Hauptaderborste 43,8/53,8  $\mu$ .

VIII. Segment: innere dorsale Borste 28,6/28,6  $\mu$ ; äußere dorsale Borste 28,1/33,3  $\mu$ ; Abstand der äußeren Dorsalborsten 103,8  $\mu$ .

IX. Segment: äußere Dornborste in der vorderen Reihe —/19,0  $\mu$ ; innere Dornborste in der hinteren Reihe —/28,6  $\mu$ . — Bo 1 95,2/—  $\mu$ . Bo 2 90,0/85,7  $\mu$ . Bo 3 90,4/90,4  $\mu$ . Bo 4 95,2/93,8  $\mu$ .

Drüsenfelder (Länge  $\times$  Breite): III. Segment 11,9  $\times$  31,9  $\mu$ . IV. Segment 9,5  $\times$  22,8  $\mu$ . V. Segment 7,6  $\times$  19,0  $\mu$ . VI. Segment 5,2  $\times$  10,0  $\mu$ . VII. Segment 4,8  $\times$  4,8  $\mu$ ,

Anzahl der akzessorischen Borsten: II. Sternit 2 St., III. Sternit 15—16, zum Teil verdeckt, IV. Sternit 13 St. + eine am Marginalrande, V. Sternit 12 St., VI. Sternit 14 St., VII. Sternit 17 St. + eine an den Rand gerückte, die aber zarter bleibt als die Marginalborsten, VIII. Sternit 14 Stück.

### Abgrenzung der neuen Art

*Taeniothrips oneillae* nov. spec. ist vor allem durch den Bau seines Fühlers gut charakterisiert und von den übrigen, ihm nahestehenden Vertretern der Gattung leicht zu trennen: Die beiden Basalglieder des Fühlers verhältnismäßig lang, übriger Fühlerstamm mit verhältnismäßig kurzen Gliedern, was zusammen mit dem wenig abgesetzten Stylus den Eindruck einer gleichmäßigen Gliederung hervorruft. Dazu kommt die Kürze, Gedrungenheit und gleichmäßige Färbung des Fühlers. 6. Fühlerglied beim Weibchen unter  $50\mu$  (durchschnittlich  $46\mu$ ), beim Männchen unter  $45\mu$  (durchschnittlich  $41\mu$ ) lang. Die Männchen unterscheiden sich außerdem durch die starke Reduktion der Drüsenfelder auf den ersten Blick von allen benachbarten Arten.

Benannt nach Fräulein Kellie O'Neill vom Insect Identification and Parasite Introduction Research Branch des U. S. Department of Agriculture in Washington, die meine Thysanopterenuntersuchungen durch Beschaffung von Literatur, durch Auskünfte und Zusendung von Material seit Jahren in großzügiger Weise unterstützt.

Belegstücke aus der Typenserie in meiner Sammlung und bei den Herren Dr. A. Bournier in Montpellier, Dr. J. Pelikán in Brünn, Prof. Dr. H. Priesner in Linz, Dr. R. zur Strassen in Frankfurt/M. und im U. S. Nationalmuseum in Washington.

Die Aufstellung einer neuen Art ist heutzutage nur zu verantworten, wenn man sie gleichzeitig scharf, klar und so weit wie möglich allen ähnlichen, schon früher bekanntgegebenen Vertretern der gleichen Gattung gegenüberstellt. Es müssen also neue Befunde mit früheren Angaben verglichen werden. Die Verwirklichung einer derartigen Forderung stieß für diese Publikation auf unerwartete Schwierigkeiten. Es zeigte sich nämlich, daß für früher beschriebene Arten verhältnismäßig wenig konkrete Zahlen- und Meßwerte vorlagen, ganz abgesehen davon, daß keine Sicherheit bestand, daß von gleichen Meßpunkten und von gleicher Methodik ausgegangen war. Ich sah mich daher gezwungen, 5 *Taeniothrips*-Arten, und zwar *T. atratus* Haliday 1836, *T. montanus* Priesner 1920, *T. linariae* Priesner 1928, *T. simplex* Morison 1930 und *T. hildeae* Titschack 1956, einer Nachuntersuchung zu unterziehen, eine Arbeit, die schließlich zu fast 9000 Messungen führte. Gemeinsam für diese von mir als *Taeniothrips-atratus*-Gruppe zusammengefaßten Tiere sind ein wenigstens vom 4. Gliede dunkler Fühler, 0—3 akzessorische Borsten auf dem II. Sternit und solche auf den übrigen Sterniten in 1—2 Reihen angeordnet, 4 und mehr Borsten im distalen Teil der Hauptader des Vorderflügels.

Das gewonnene Zahlenmaterial habe ich zu Tabellen verarbeitet, die nunmehr über alle berücksichtigten Merkmale Aufschluß geben, gleichzeitig auch die Messungen für den neuen *Taeniothrips oneillae* bringen. Ich glaubte hierbei auch die Merkmale nicht beiseite lassen zu dürfen, die nur geringe,

in ihrem Werte nicht beurteilbare Unterschiede aufweisen; die nicht unwahrscheinliche Entdeckung neuer oder die Analyse einiger noch undeutbarer Arten würde hier sofort anknüpfen und weiter aufbauen können.

Die Tabellen bringen, wie in meinen früheren Arbeiten, Minimal-, Maximal- und Durchschnittswerte, eingeklammert die Anzahl der Feststellungen, auf denen sie beruhen. Soweit Erläuterungen nötig werden, schließe ich sie an die betreffende Tabelle an. Vorausgeschickt seien noch einige Angaben über das zugrundegelegte Material:

1. Von *Taeniothrips atratus* Hal. besitze ich aus der Umgebung von Hamburg sehr großes Material, aus dem gut liegende Stücke nach Belieben sich auswählen ließen.

2. Von *Taeniothrips montanus* Pr. lagen mir vor:

- a) 3 ♂♂ und 3 ♀♀, Scharbeutz bei Lübeck, Strand, 20. 7. 1932, Klappertopf. H. G e b i e n leg. (Diese Tiere waren H. P r i e s n e r seinerzeit als *Desiderata* überlassen und überlebten so die Hamburger Katastrophe im zweiten Weltkriege.)
- b) 1 ♀, Beskiden, Visalaje, 1. 7. 1950. J. P e l i k á n leg.
- c) 5 ♀♀, Rostock, Gaswiesen. Große Wiese nach Polchow zu. 18. 8. 1958, Alectorolophus. A. L i n d n e r leg.
- d) Ferner eine Fangprobe von 9 ♂♂ und 6 ♀♀ aus Massiac am Alagnon-Fluß, Auvergne, Frankreich, 21. 7. 1962, *Dianthus carthusianorum* L., Frau C. V e n e m a leg. Diese Tiere zeigen in vielfacher Hinsicht Abweichungen und sind in den Tabellen gesondert als *T. montanus* var. aufgeführt.

3. Von *Taeniothrips simplex* Mor. standen mir mehrere große Serien, alle von Gladiolen, zur Verfügung, denen ich geeignete Stücke zur Untersuchung entnahm:

- a) Wesselburen, Holstein, August 1950.
- b) Berlin, Gärtnerei, 31. 7. 1951. Fr. Z a c h e r leg.
- c) Hannover, 3. 9. 1951, H. P a p e leg.
- d) Neustadt, Holstein, 12. 9. 1951, H. P a p e leg.
- e) Neuengamme bei Hamburg, Hauptdeich 502 (Besitzer Willi Timmann), 5. 8. 1955, H. M ü l l e r ded.

4. Von *Taeniothrips linariae* Pr. schickte mir H. P r i e s n e r in Linz leihweise zum Studium 3 Präparate mit 2 ♂♂ und 6 ♀♀, darunter ein Paratypenpärchen. Die Tiere stammen aus Simontornya, Ungarn, vom 25. 8. 1926 und 1. 10. 1926, *Linaria vulgaris* Mill., F. P i l l i c h leg.

5. Von *Taeniothrips hildeae* Tck. untersuchte ich nochmals die beiden bis jetzt vorliegenden Originalstücke und konnte dabei auch für die etwas verkantete Paratype einige ergänzende Angaben hinzufügen, was kleine Korrekturen bei den Grenz- und Durchschnittswerten zu Folge hatte.

5. Über das Material von *Taeniothrips oneillae* nov. spec. wurde schon oben das Nötige gesagt.

## Die Weibchen

Tabelle 1. Weibchen, Kopfmaße, alles in  $\mu$ .

<i>Taeniothrips</i>	Kopflänge	Kopfbreite über die Augen hin	Kopfbreite über die Wangen hin
<i>atratus</i>	111,8—130,9=123,76 (10)	149,9—166,6=156,04 (12)	149,9—169,9=159,46 (12)
<i>montanus</i>	119,0—138,0=128,40 (6)	149,9—162,8=155,25 (6)	157,1—171,4=163,27 (6)
„ var.	123,8—135,6=130,30 (4)	152,3—164,2=157,68 (4)	152,3—164,2=159,45 (4)
<i>linariae</i>	97,6 (1)	140,4 (1)	147,6 (1)
<i>simplex</i>	114,2—128,5=121,85 (10)	164,2—178,5=173,16 (11)	166,6—178,5=173,65 (11)
<i>hildeae</i>	109,5—119,0=114,25 (2)	149,9 (1)	158,6 (1)
<i>oneillae</i>	116,6—138,0=127,08 (15)	147,6—162,8=154,84 (17)	154,7—177,1=166,18 (17)

Priesner 1926/28 gibt für *T. linariae* die Kopflänge mit 95  $\mu$ , die Kopfbreite mit 147  $\mu$  an.

Morison 1930, Moulton + Steinweden 1931, Steele 1935 messen die Kopflänge von *T. simplex* mit 132  $\mu$ , 127  $\mu$  und 154  $\mu$ , die Kopfbreite mit 174  $\mu$ , 180  $\mu$  und 194  $\mu$ ; die australischen Stücke scheinen also robuster zu sein als die von mir ausgewerteten.

Die Glieder des Maxillartasters sind nach Melis bei *T. atratus* 14  $\mu$ , 11  $\mu$  und 19  $\mu$  lang.

Tabelle 2. Weibchen, Kopfborsten in  $\mu$ .

<i>Taeniothrips</i>	Interocellarborsten	Mittlere Postocularborsten	Seitliche Postocularborsten
<i>atratus</i>	33,3—47,6=38,71 (15)	27,6—42,8=32,22 (22)	19,0—33,8=24,33 (22)
<i>montanus</i>	33,3—42,8=35,69 (8)	28,6—38,1=31,90 (15)	19,0—28,6=24,19 (18)
„ var.	38,1—47,5=40,18 (7)	28,6—38,1=31,66 (8)	20,0—23,8=22,49 (11)
<i>linariae</i>	28,6—42,8=37,60 (7)	28,6—33,3=30,32 (6)	14,3—23,8=17,91 (12)
<i>simplex</i>	15,7—19,0=18,17 (16)	19,0—23,8=21,28 (25)	16,6—23,8=21,00 (13)
<i>hildeae</i>	30,9 = 30,90 (2)	28,6—33,3=30,17 (3)	12,3—26,6=19,63 (7)
<i>oneillae</i>	33,3—40,4=37,29 (15)	14,3—23,8=18,87 (13)	16,6—23,8=20,44 (28)

Zu *T. atratus*: Priesner 1926/28 bemerkt richtig, daß die Interocellaren die längsten dorsalen Kopfborsten sind. Diese erreichen nach Knechtel 1945, 1951 32—36  $\mu$ , nach O'Neill + Bigelow 50  $\mu$ ; diese geben auch einen Wert für die weiter vorn und seitlich stehenden Augenborsten mit ca. 25  $\mu$  an. Ich kann noch hinzufügen, daß die Postocularen abwechselnd klein und groß sind, was z. B. bei *T. oneillae* kaum auffällt.

Zu *T. simplex*: Für die Interocellaren liegen folgende Werte aus dem Schrifttum vor: Morison 1930 30  $\mu$ , Moulton + Steinweden 12  $\mu$ , Steele 21  $\mu$ , O'Neill + Bigelow 12—30  $\mu$ . Nach Steele stehen 6 Postoculare auf jeder Seite hinter den Augen; das 2. und 4. Haar, von der Mitte gezählt, ist dabei das kürzeste; das längste mißt 25  $\mu$ .

**Tabelle 3. Weibchen, Länge der Fühlerglieder.**

<i>Taeniothrips</i>	1. Fühlerglied	2. Fühlerglied	3. Fühlerglied
<i>atratus</i>	28,6—38,1=31,35 (20)	40,0—46,6=42,18 (20)	64,0—70,9=66,91 (19)
<i>montanus</i>	28,6—30,9=29,15 (10)	39,0—42,8=41,77 (6)	58,1—73,8=65,94 (16)
„ var.	26,6—33,3=31,03 (7)	36,6—45,2=41,59 (9)	66,6—73,8=69,22 (12)
<i>linariae</i>	28,1—30,9=30,20 (4)	35,7—40,4=37,73 (7)	57,1—71,4=64,52 (12)
<i>simplex</i>	26,2—31,9=28,67 (15)	40,4—45,2=42,40 (16)	52,4—62,8=59,40 (20)
<i>hildeae</i>	30,9 (1)	39,4 (1)	70,0—71,6=70,72 (4)
<i>oneillae</i>	30,9—38,0=34,18 (36)	40,4—45,7=43,22 (38)	51,9—61,9=56,03 (38)

<i>Taeniothrips</i>	4. Fühlerglied	5. Fühlerglied	6. Fühlerglied
<i>atratus</i>	55,7—62,8=59,26 (20)	40,4—47,6=45,18 (20)	56,6—61,9=60,02 (19)
<i>montanus</i>	51,9—61,9=57,54 (17)	41,9—49,5=44,92 (16)	52,8—64,2=60,37 (15)
„ var.	59,0—63,3=60,36 (11)	39,5—47,5=43,14 (10)	54,3—58,1=55,80 (8)
<i>linariae</i>	47,6—58,1=52,35 (12)	37,1—45,2=40,75 (12)	46,6—57,6=52,93 (12)
<i>simplex</i>	52,4—61,4=57,36 (20)	40,6—50,0=44,80 (21)	62,8—71,4=66,60 (20)
<i>hildeae</i>	54,7—56,6=55,30 (4)	42,8—43,3=43,18 (4)	57,1—60,6=58,70 (4)
<i>oneillae</i>	45,5—54,7=50,96 (38)	37,6—45,7=40,99 (37)	40,4—49,5=45,99 (38)

<i>Taeniothrips</i>	7. Fühlerglied	8. Fühlerglied
<i>atratus</i>	8,1—10,5= 9,50 (19)	11,4—14,3=12,85 (19)
<i>montanus</i>	9,5—11,9=10,56 (16)	10,0—16,2=13,19 (16)
„ var.	8,6—10,0= 9,29 (10)	11,9—13,3=12,65 (10)
<i>linariae</i>	8,1—11,4=10,32 (11)	10,5—13,3=11,62 (11)
<i>simplex</i>	7,1— 9,5= 8,17 (20)	9,0—11,9=10,56 (20)
<i>hildeae</i>	9,5—11,9=10,35 (4)	13,3—14,3=14,05 (4)
<i>oneillae</i>	9,5—11,9=10,76 (38)	14,0—16,6=15,53 (38)

Zu *T. atratus*. Maße für die Fühlerglieder bringt als einziger nur Knechtel 1923, 1951: 1. Glied 30 (23) u. 20—24, 2. Glied 38 (30) u. 36—40, 3. Glied 61 (23) u. 60—64, 4. Glied 53 (23) u. 50—60, 5. Glied 38 (21) u. 40, 6. Glied 61 (23) u. 56, 7. Glied 9 (11) u. 8—10, 8. Glied 13 (9) u. 12. Diese rumänischen Populationen zeigen also nur ganz geringe Abweichungen von meinen Werten nach der Minimumseite hin. Ein von mir untersuchtes Weibchen hat auf einer Seite ein 3. Fühlerglied von 78,5  $\mu$ ; als klar monströses Stück fand es in der Tabelle keine Berücksichtigung, ist aber immerhin interessant im Zusammenhang mit dem, was weiter unten zu der *f. longicornis* gesagt werden muß.

Zu *T. montanus*. Von einer Reihe von Autoren wird betont, daß die Einschnürung des 3. und 4. Fühlergliedes stärker ist als bei *T. atratus*.

Zu *T. linariae*. Die Angaben von Priesner 1926/28 in der Originalbeschreibung lauten: 1. Glied 20 (31—32)  $\mu$ , 2. Glied 31—34 (28)  $\mu$ , 3. Glied 56 (24)  $\mu$ , 4. Glied 50 (22)  $\mu$ , 5. Glied 39—41 (18)  $\mu$ , 6. Glied 50 (20)  $\mu$ , 7. Glied 11 (8)  $\mu$ , 8. Glied 14 (6)  $\mu$ . — Daß das 3. und 4. Glied am Ende halsförmig zusammengezogen, das 5. gerundet ist, veranschaulichen auch meine Abb. 1 und 2. Von dieser Art lagen mir nur Weibchen in Seitenansicht vor, und

deren Fühlerglieder 6 und 7 erscheinen in dieser Lage schräg abgeschnitten; gemessen wurde daher immer die längste Gliedausdehnung.

Zu *T. simplex*. Es liegen folgende Maße von Morison 1930, Moulton + Steinweden und Steele vor: 1. Glied 29 (32)  $\mu$ , 20 (32)  $\mu$ , 30  $\mu$ , 2. Glied 43 (29)  $\mu$ , 44 (28)  $\mu$ , 45  $\mu$ , 3. Glied 58 (24)  $\mu$ , 53 (24)  $\mu$ , 55  $\mu$ , 4. Glied 52 (23)  $\mu$ , 56 (20)  $\mu$ , 56  $\mu$ , 5. Glied 43 (21)  $\mu$ , 40 (21)  $\mu$ , 42  $\mu$ , 6. Glied 66 (20)  $\mu$ , 64 (21)  $\mu$ , 62  $\mu$ , 7. Glied 9 (8)  $\mu$ , 9 (8)  $\mu$ , 6  $\mu$ , 8. Glied 15 (6)  $\mu$ , 12 (6)  $\mu$ , 12  $\mu$ . Die Übereinstimmung mit meinen Messungen kann nicht besser sein. Ich muß nur Morison widersprechen, nach dessen Angaben die Fühlerglieder 3 bis 6 kleiner sind als bei *T. atratus*; für das 6. Glied trifft das nicht zu.

Zu *T. hildeae*. Das 8. Fühlerglied besitzt an und für sich an der Spitze eine weichchitinige Kuppe, die mehr oder minder ausgestülpt sein kann. Während ich diese bei der Beschreibung des *T. hildeae* berücksichtigte, ging ich bei der Ausmessung der hier behandelten Arten nur von dem hartchitininigen Teil des 8. Fühlergliedes aus.

Zählt man die Fühlerglieder zusammen, so beträgt die ganze Fühlerlänge bei *T. atratus* 327  $\mu$ , bei *T. montanus* 323  $\mu$ , bei *T. montanus* var. 323  $\mu$ , bei *T. linariae* 300  $\mu$ , bei *T. simplex* 318  $\mu$ , bei *T. hildeae* 323  $\mu$ , bei *T. oneillae* 298  $\mu$ .

**Tabelle 4. Weibchen, Breite der Fühlerglieder.**

Taeniothrips	1. Fühlerglied	2. Fühlerglied	3. Fühlerglied
<i>atratus</i>	30,5—33,3=31,83 (18)	26,2—30,9=28,29 (18)	21,5—25,7=23,61 (20)
<i>montanus</i>	31,4—35,2=33,51 (7)	28,6—33,3=30,18 (5)	22,4—26,6=25,29 (15)
„ var.	30,9—33,3=32,55 (4)	26,8—32,4=29,79 (9)	24,8—28,1=26,28 (12)
<i>linariae</i>		29,0—32,4=30,86 (8)	23,8—27,1=25,18 (12)
<i>simplex</i>	30,0—32,1=31,18 (10)	28,1—33,3=30,61 (17)	22,8—28,6=24,74 (19)
<i>hildeae</i>	30,9 (1)	28,6 (1)	25,2—27,1=26,27 (4)
<i>oneillae</i>	33,0—37,6=34,87 (38)	28,6—32,4=30,88 (40)	23,8—28,6=26,10 (40)

Taeniothrips	4. Fühlerglied	5. Fühlerglied	6. Fühlerglied
<i>atratus</i>	21,4—23,8=22,68 (20)	18,1—20,0=18,97 (20)	19,5—21,6=20,80 (20)
<i>montanus</i>	21,5—25,0=23,64 (17)	18,8—21,4=20,20 (16)	20,0—23,3=21,73 (16)
„ var.	23,5—24,8=23,88 (12)	19,0—20,0=19,29 (11)	20,9—22,4=21,37 (10)
<i>linariae</i>	22,4—26,2=23,61 (12)	18,1—19,0=18,55 (12)	19,0—23,8=20,49 (12)
<i>simplex</i>	20,5—23,8=22,13 (20)	19,0—21,4=20,32 (21)	20,0—21,9=21,04 (20)
<i>hildeae</i>	22,8—24,7=23,78 (4)	18,1—20,0=18,68 (4)	19,5—20,5=20,12 (4)
<i>oneillae</i>	22,9—27,1=25,02 (38)	19,5—23,3=22,16 (38)	21,2—23,8=22,54 (39)

Taeniothrips	7. Fühlerglied	8. Fühlerglied
<i>atratus</i>	7,6—9,5=8,54 (20)	5,2—7,6=6,32 (20)
<i>montanus</i>	7,3—10,0=9,17 (16)	5,2—8,6=7,07 (16)
„ var.	9,5=9,50 (9)	6,2—8,3=6,97 (10)
<i>linariae</i>	8,1—9,5=8,73 (11)	5,7—7,1=6,75 (11)
<i>simplex</i>	7,1—9,0=8,06 (20)	5,2—7,2=6,14 (20)
<i>hildeae</i>	8,1—9,0=8,68 (4)	5,4—6,7=6,00 (4)
<i>oneillae</i>	11,9—14,3=12,61 (38)	6,7—9,0=7,70 (38)

Das 1. Fühlerglied ergibt verschiedene Breitenwerte, je nachdem, ob man es von der Seite oder von der Fläche betrachtet (Abb. 1 u. 2). In der Tabelle 4 wurden nur Messungen von der Fläche berücksichtigt. Die Differenz ist übrigens beträchtlich: die entsprechenden Werte bei Seitenansicht sind bei *T. atratus* 24,8—26,2 = 25,50 (2), bei *T. montanus* 24,8 (1), bei *T. montanus* var. 23,8—26,8 = 24,55 (4), bei *T. simplex* 23,3—30,0 = 26,50 (3). Von *T. linariae* sah ich nur auf der Seite liegende Weibchen; das 1. Fühlerglied erwies sich als 21,4—23,8 = 22,60  $\mu$  (4) breit.

Messungen anderer Autoren siehe bei den Anmerkungen zur Tabelle 3.

Tabelle 5. Weibchen, Länge der Fühlerborsten.

<i>Taeniothrips</i>	Borstenlänge am 3. Fühlergliede	Borstenlänge am 4. Fühlergliede
<i>atratus</i>	38,1—47,6=42,22 (20)	28,6—38,1=33,92 (21)
<i>montanus</i>	32,4—47,6=39,95 (17)	26,2—35,7=32,07 (18)
„ var.	40,4—45,0=42,37 (12)	33,0—38,1=34,68 (12)
<i>linariae</i>	40,4—47,6=44,15 (12)	28,6—35,2=32,55 (12)
<i>simplex</i>	23,8—35,7=29,81 (21)	21,4—28,6=24,90 (20)
<i>hildeae</i>	42,8—52,4=48,80 (4)	32,4—35,7=34,40 (4)
<i>oneillae</i>	38,1—53,3=44,33 (38)	35,7—47,6=40,13 (38)

Tabelle 6. Weibchen, Länge und Breite des Pronotums.

<i>Taeniothrips</i>	Pronotumlänge	Pronotumbreite
<i>atratus</i>	128,5—147,6=139,04 (10)	188,0—223,7=207,83 (15)
<i>montanus</i>	138,0—152,3=147,20 (7)	207,1—230,9=218,88 (6)
„ var.	135,6—147,6=142,20 (4)	195,2—209,4=201,50 (3)
<i>linariae</i>	126,1 (1)	180,9 (1)
<i>simplex</i>	138,0—154,7=144,71 (10)	192,8—219,0=210,69 (10)
<i>hildeae</i>	133,3—140,6=136,95 (2)	204,7 (1)
<i>oneillae</i>	147,6—180,9=164,47 (19)	200,0—238,0=218,70 (18)

Längen- und Breitenangaben für das Pronotum liegen sonst nur für *T. linariae* und *T. simplex* vor: *T. linariae* laut Priesner 140 (190)  $\mu$ ; *T. simplex* laut Morison 144 (180—216)  $\mu$ , laut Steele 145 (226)  $\mu$ .

Tabelle 7. Weibchen, Borstenlängen auf dem Pronotum (I).

<i>Taeniothrips</i>	Längste Borste am Vorderrande	Lateralborste	Äußere Hintereckenborste
<i>atratus</i>	23,8—38,1=31,72 (22)	31,4—45,2=38,85 (19)	85,7—109,5=98,73 (21)
<i>montanus</i>	28,6—41,9=32,87 (18)	26,2—50,0=38,94 (17)	80,9—102,3=94,96 (15)
„ var.	28,6—35,7=31,08 (8)	33,3—43,3=37,46 (8)	80,9—109,5=93,20 (11)
<i>linariae</i>	33,3—45,2=38,42 (8)	33,3—39,0=34,73 (6)	76,2— 85,7=81,45 (10)
<i>simplex</i>	14,3—19,0=16,06 (20)	14,3—23,2=17,99 (23)	45,2— 62,8=54,22 (28)
<i>hildeae</i>	42,8—51,9=47,70 (4)	35,2—38,1=37,13 (3)	80,9— 97,6=89,95 (4)
<i>oneillae</i>	23,8—35,7=29,19 (35)	30,0—52,4=39,93 (34)	80,9—107,1=93,45 (38)

Zu *T. atratus*. Die Hintereckenborsten werden von den Autoren wie folgt angegeben: Priesner 1926/28, Eecke 1932, Knechtel 1945 und Melis 1961 92—103  $\mu$ , O'Neill + Bigelow 1964 90—110  $\mu$ , Maltbaek 1932 ca. 100  $\mu$ , Knechtel 1951 88—104  $\mu$ , Speyer 1951 (nur die äußere) 90—110  $\mu$ .

Zu *T. linariae*. Hintereckenborsten laut Priesner 90—100  $\mu$ , also viel länger als ich sie fand. Die längste Borste am Vorderrande fällt, im Gegensatz zu *T. atratus*, *T. montanus* var. und *T. simplex*, deutlich unter den übrigen Borsten der Pronotumfläche auf.

Zu *T. simplex*. Äußere Hintereckenborste nach Morison 66  $\mu$ , Moulton + Steinweden 56  $\mu$ , Steele 65  $\mu$ , Pussard 56  $\mu$ ; beide Hintereckenborsten nach Speyer 50—70  $\mu$ , Pelikán 55—65  $\mu$ , O'Neill + Bigelow 55—80  $\mu$ . Lateralborste gleicht in Länge und Stärke den übrigen Borsten der Pronotumfläche.

Zu *T. hildeae*. Bei einem der Tiere wurde seinerzeit eine Lateralborste mit 27  $\mu$  gemessen; ich möchte aber heute diese Borste lieber unberücksichtigt lassen, da sie stark angehoben ist und daher verkürzt erscheint.

**Tabelle 8. Weibchen. Länge der Pronotumborsten (II),  
Borstenanzahl auf dem Pronotumhinterrande.**

<i>Taeniothrips</i>	Innere Hintereckenborste	Bo-Anzahl zwischen der inneren Hinterecken-Bo und mittleren Hinterrand-Bo	Mittlere Hinterrandborste
<i>atratus</i>	88,0—102,3=94,86 (20)	1—2=1,95 (20)*	40,4—61,9=49,04 (20)
<i>montanus</i>	85,7—104,7=94,14 (15)	2—3=2,12 (17)**	47,1—67,6=56,12 (12)
„ var.	78,5—99,0=90,60 (9)	2=2,00 (10)	39,5—57,1=49,40 (11)
<i>linariae</i>	71,4—92,8=82,94 (10)	2=2,00 (1)	33,3—40,4=36,75 (4)
<i>simplex</i>	52,4—76,2=65,06 (24)	2=2,00 (18)	21,4—30,9=25,85 (21)
<i>hildeae</i>	90,4—100,0=93,40 (4)	2=2,00 (5)	39,0—47,1=44,12 (4)
<i>oneillae</i>	80,9—102,0=91,55 (38)	1—2=1,74 (38)***	38,1—61,9=51,27 (36)

\*) 1 Borste 1mal, 2 Borsten 19mal.

\*\*) 2 Borsten 15mal, 3 Borsten 2mal.

\*\*\*) 1 Borste 10mal, 2 Borsten 28mal.

Über die innere Hintereckenborste liegen nur Angaben für *T. simplex* vor: Morison 80  $\mu$ , Moulton + Steinweden 64  $\mu$ , Steele 75  $\mu$ , Pussard 70  $\mu$ . Weitere Messungen der Autoren hierzu siehe unter den Bemerkungen zur Tabelle 7. Bei einem Stück des *T. linariae* treten auf einer Körperseite 3 Hintereckenborsten auf.

Die mittlere Hinterrandborste gilt allgemein als halb so lang wie die Hintereckenborsten; daß das nur ein Annäherungswert ist, der nichts aussagt, zeigt die Tabelle. Bei *T. simplex* fällt diese Borste besonders klein aus; Morison gibt sie für diese Art mit 24  $\mu$  an. Bei *T. montanus* var. finde ich einmal zwischen den beiden medianen Hinterrandborsten eine zusätzliche.



**Tabelle 9. Weibchen, Borstenanzahl auf dem Vorderflügel.**

<i>Taeniothrips</i>	Auf der Costa	Auf dem Schuppenrand	Hauptader basal
<i>atratus</i>	23—27=24,70 (20) <sup>1)</sup>	4—6=5,00 (20) <sup>8)</sup>	6—8=7,10 (20) <sup>11)</sup>
<i>montanus</i>	20—25=23,33 (15) <sup>2)</sup>	5 =5,00 (16)	7—8=7,06 (16) <sup>12)</sup>
„ var.	25—28=26,56 (9) <sup>3)</sup>	5 =5,00 (9)	7 =7,00 (10)
<i>linariae</i>	20—22=21,00 (4) <sup>4)</sup>	5 =5,00 (5)	7 =7,00 (5)
<i>simplex</i>	25—32=27,62 (21) <sup>5)</sup>	5—6=5,10 (21) <sup>9)</sup>	8—9=8,19 (21) <sup>13)</sup>
<i>hildeae</i>	20—24=22,75 (4) <sup>6)</sup>	5 =5,00 (4)	7—8=7,67 (3) <sup>14)</sup>
<i>oneillae</i>	22—30=26,00 (38) <sup>7)</sup>	5—7=5,57 (37) <sup>10)</sup>	6—9=7,05 (38) <sup>15)</sup>

<i>Taeniothrips</i>	Hauptader distal	Auf der Nebenader
<i>atratus</i>	6—10=7,65 (20) <sup>16)</sup>	11—16=12,50 (20) <sup>22)</sup>
<i>montanus</i>	5—8 =6,35 (14) <sup>17)</sup>	11—13=11,75 (16) <sup>23)</sup>
„ var.	8—10=9,00 (11) <sup>18)</sup>	13—16=13,88 (12) <sup>24)</sup>
<i>linariae</i>	6—9 =7,25 (8) <sup>19)</sup>	9—12=10,57 (7) <sup>25)</sup>
<i>simplex</i>	5—8 =6,48 (21) <sup>20)</sup>	11—16=14,19 (21) <sup>26)</sup>
<i>hildeae</i>	8 =8,00 (3)	12—13=12,33 (3) <sup>27)</sup>
<i>oneillae</i>	6—11=8,50 (38) <sup>21)</sup>	11—15=13,16 (38) <sup>28)</sup>

<sup>1)</sup> 23 Borsten 2mal, 24 Borsten 8mal, 25 Borsten 6mal, 26 Borsten 2mal, 27 Borsten 2mal. <sup>2)</sup> 20 Borsten 1mal, 22 Borsten 3mal, 23 Borsten 3mal, 24 Borsten 5mal, 25 Borsten 3mal. <sup>3)</sup> 25 Borsten 3mal, 26 Borsten 1mal, 27 Borsten 2mal, 28 Borsten 3mal. <sup>4)</sup> 20 Borsten 1mal, 21 Borsten 2mal, 22 Borsten 1mal. <sup>5)</sup> 25 Borsten 4mal, 26 Borsten 3mal, 27 Borsten 2mal, 28 Borsten 5mal, 29 Borsten 4mal, 30 Borsten 2mal, 32 Borsten 1mal. <sup>6)</sup> 20 Borsten 1mal, 23 Borsten 1mal, 24 Borsten 2mal. <sup>7)</sup> 22 Borsten 2mal, 24 Borsten 2mal, 25 Borsten 8mal, 26 Borsten 16mal, 27 Borsten 3mal, 28 Borsten 5mal, 29 Borsten 1mal, 30 Borsten 1mal. <sup>8)</sup> 4 Borsten 1mal, 5 Borsten 18mal, 6 Borsten 1mal. <sup>9)</sup> 5 Borsten 19mal, 6 Borsten 2mal. <sup>10)</sup> 5 Borsten 18mal, 6 Borsten 17mal, 7 Borsten 2mal. <sup>11)</sup> 6 Borsten 1mal, 7 Borsten 16mal, 8 Borsten 3mal. <sup>12)</sup> 4+3 Borsten 15mal, 4+4 Borsten 1mal. <sup>13)</sup> 8 Borsten 17mal, 9 Borsten 4mal. <sup>14)</sup> 7 Borsten 1mal, 8 Borsten 2mal. <sup>15)</sup> 6 Borsten 5mal, 7 Borsten 28mal, 8 Borsten 3mal, 9 Borsten 2mal. <sup>16)</sup> 6 Borsten 3mal, 7 Borsten 7mal, 8 Borsten 5mal, 9 Borsten 4mal, 10 Borsten 1mal. <sup>17)</sup> 5 Borsten 2mal, 6 Borsten 6mal, 7 Borsten 5mal, 8 Borsten 1mal. <sup>18)</sup> 8 Borsten 4mal, 9 Borsten 3mal, 10 Borsten 4mal. <sup>19)</sup> 6 Borsten 3mal, 7 Borsten 1mal, 8 Borsten 3mal, 9 Borsten 1mal. <sup>20)</sup> 5 Borsten 1mal, 6 Borsten 11mal, 7 Borsten 7mal, 8 Borsten 2mal. <sup>21)</sup> 6 Borsten 2mal, 7 Borsten 7mal, 8 Borsten 8mal, 9 Borsten 13mal, 10 Borsten 7mal, 11 Borsten 1mal. <sup>22)</sup> 11 Borsten 3mal, 12 Borsten 8mal, 13 Borsten 7mal, 14 Borsten 1mal, 16 Borsten 1mal. <sup>23)</sup> 11 Borsten 6mal, 12 Borsten 8mal, 13 Borsten 2mal. <sup>24)</sup> 13 Borsten 5mal, 14 Borsten 5mal, 15 Borsten 1mal, 16 Borsten 1mal. <sup>25)</sup> 9 Borsten 2mal, 10 Borsten 1mal, 11 Borsten 2mal, 12 Borsten 2mal. <sup>26)</sup> 11 Borsten 1mal, 12 Borsten 1mal, 13 Borsten 5mal, 14 Borsten 4mal, 15 Borsten 6mal, 16 Borsten 4mal. <sup>27)</sup> 12 Borsten 2mal, 13 Borsten 1mal. <sup>28)</sup> 11 Borsten 2mal, 12 Borsten 7mal, 13 Borsten 14mal, 14 Borsten 13mal, 15 Borsten 2mal.

Für die Anzahl der Aderborsten ergibt sich eine normale Variationskurve; je mehr Flügel ausgezählt werden, um so breiter wird diese, um so extremere Werte treten auf.

**Costa.** Für *T. atratus* zählen Priesner, Morison, O'Neill 23 bis 25 Borsten auf der Randader. Für *T. simplex* melden Moulton + Steinweden und O'Neill + Bigelow 26—27, Morison und Steele 26 bis 31 entsprechende Borsten.

**Schuppe.** Hierzu finde ich in der Literatur nur Angaben für *T. simplex*, und zwar bei Morison 1930 „alula 5, 1 and 2 hairs“ und bei Steele „5+1 bristles“.

**Hauptader, basal.** Die hierher gehörigen Borsten stehen in 2 Gruppen, über die folgendes berichtet wird:

*T. atratus*: 4+3 Borsten.

*T. montanus*: nach Priesner und Knechtel bis 6+3 Borsten.

*T. simplex*: Morison und Steele 4+(3—5), Moulton + Steinweden 4+3, Pussard 4+4, Bournier 4+(3—4), O'Neill + Bigelow 7 Borsten. Bournier stellt außerdem fest, daß in 87% 4+4 und in 13% 4+3 Borsten auftreten.

**Hauptader, distal.**

*T. atratus*: Uzel 8 (7 oder 9), Priesner 1926/28 und Yakhontov 1964 7—11 (gewöhnlich 7 oder 8); Moulton + Steinweden 1931, Knechtel 1951 und O'Neill + Bigelow 7—11; Melis 7—11 (gewöhnlich 7—9); John 1928 und Priesner 1964 7—9; Morison 1929 6—12; Morison 1947/49 6—13 (gewöhnlich 8); Speyer 1951 5—11 und mehr.

*T. montanus*: Priesner 1926/28, Bagnall 1928 und Knechtel 1945 5—6, selten 7; Maltbaek 1932 5—7; Morison 1947/49 und Priesner 1964 6—7.

*T. linariae*: Priesner 1928 6—9.

*T. simplex*: Morison 1930 und Steele 4—7; Moulton + Steinweden 4—8 (gewöhnlich 7—8); Pussard 7; Speyer 4—8; O'Neill + Bigelow 5—9.

**Nebenader.** Über die Anzahl der Borsten auf dieser Ader werden von den Autoren folgende Angaben gemacht:

*T. atratus*: Priesner 1926/28, Knechtel 1951, O'Neill + Bigelow 11—13; Melis 1961 12—13.

*T. linariae*: Priesner 1928 8—12.

*T. simplex*: Morison 1930 11—14; Moulton + Steinweden und O'Neill + Bigelow 14—15; Steele 7—14; Pussard 12—15.

**Tabelle 10. Weibchen, Länge der Borsten auf der Hauptader.**

<i>Taeniothrips</i>	Letzte (distale) Borste	Vorletzte Borste
<i>atratus</i>	69,0—88,0=78,07 (20)	61,9—80,9=73,67 (20)
<i>montanus</i>	66,6—91,4=81,55 (16)	61,9—85,8=74,54 (14)
„ var.	59,5—66,6=64,24 (8)	52,8—64,2=59,12 (9)
<i>linariae</i>	57,1—71,4=64,25 (6)	47,6—61,9=55,92 (6)
<i>simplex</i>	57,1—69,0=62,84 (20)	47,6—62,4=54,30 (20)*
<i>hildeae</i>	70,9—74,7=72,45 (4)	64,2—71,4=69,48 (4)
<i>oneillae</i>	64,2—83,3=72,30 (38)	52,4—78,5=63,90 (34)**

\*) Hier tritt eine abnorm lange Borste von 76,2  $\mu$  auf, die keinen Anschluß an die Reihe besitzt. Berücksichtigt man diese, so erhöht sich der Durchschnitt auf 55,36 (21).

\*\*) Eine abnorm kurze Borste von 42,8  $\mu$  wird gemessen; sie bleibt ohne Ansatz.

Tabelle 11. Weibchen, VIII. Abdominalsegment.

<i>Taeniothrips</i>	Äußere Dorsalborste Länge in $\mu$	Innere Dorsalborste Länge in $\mu$
<i>atratus</i>	28,6—42,4=33,83 (20)	28,6—42,8=34,87 (20)
<i>montanus</i>	28,1—39,0=34,27 (17)	33,8—50,0=43,93 (15)
„ var.	33,3—39,0=36,32 (9)	38,1—42,8=41,74 (9)
<i>linariae</i>	28,6—33,3=31,13 (7)	29,2—38,6=33,54 (7)
<i>simplex</i>	29,5—42,8=34,77 (23)	23,8—30,9=27,10 (22)
<i>hildeae</i>	23,8—30,9=27,60 (4)	24,8—33,3=28,45 (4)
<i>oneillae</i>	33,3—42,8=36,17 (37)	33,3—45,2=37,97 (38)

<i>Taeniothrips</i>	Abstand der äußeren Dorsalborsten	Anzahl der Kammzähne
<i>atratus</i>	116,6—140,4=132,46 (10)	24—33=28,44 (9)
<i>montanus</i>	123,8—148,0=134,03 (7)	24—31=28,43 (7)
„ var.	130,9—141,8=136,10 (3)	17—20=19,00 (4)
<i>linariae</i>	123,8 (1)	8/9 (1)
<i>simplex</i>	121,4—139,0=129,29 (11)	30—36=33,16 (6)
<i>hildeae</i>	123,8—135,6=129,70 (2)	32 (1)
<i>oneillae</i>	126,1—147,6=135,64 (19)	12—20=16,59 (18)

Zum Kamm auf dem Hinterrande des VIII. Tergits liegen verschiedentlich Angaben in der Literatur vor.

Für *T. atratus*. Priesner: vollständig, selten unregelmäßig bezahnt, in der Mitte höchstens schmal unterbrochen; Zähne  $12\mu$  lang. Knechtel 1951: Kompletter Kamm, Zähne  $12\mu$  lang. Speyer 1951: Kammzähne, wenn vorhanden, nicht länger als  $10\mu$ ; kompletter Kamm, selten, bei abnormen Stücken kann dieser sogar nur teilweise entwickelt sein oder ganz fehlen. Melis 1961: Kammzähne  $18$ — $20\mu$  lang. O'Neill + Bigelow: Vollständig, selten unterbrochen, Zähne verschieden lang, in der Mitte am kürzesten. Auf ein kammloses Stück macht auch Titschack 1957 aufmerksam.

Für *T. linariae*. Kamm nach Priesner aus kurzen Zähnen bestehend, in der Mitte unterbrochen. Nach meinen Untersuchungen ist der Kamm nur seitlich gut entwickelt; er reicht nach der Mitte zu etwas über die innere Dorsalborste hinweg, median keine oder nur einige wenige, unregelmäßig verstreute Zähne.

Für *T. simplex*. Morison 1930 und Steele 1935 32 Kammzähne, die nach Morison  $12\mu$  lang sind. Moulton + Steinweden: Kamm gut entwickelt. Speyer 1951: Kammzähne nicht über  $10\mu$ . O'Neill + Bigelow: Kamm komplett entwickelt, aber unregelmäßig. Ich konnte nur bei 6 Tieren die Anzahl der Kammzähne genau feststellen, bei den restlichen 5 blieb es bei Werten von wenigstens 30 bis ca. 36. Der in der Tabelle 11 angegebene Durchschnittswert erhöht sich daher sicherlich auf 35 oder gar 36 Kammzähne.

Tabelle 12. Weibchen, Länge der Borsten auf dem IX. Segment.

<i>Taeniothrips</i>	Dorsalborste	Borste 1	Borste 2
<i>atratus</i>	47,6—61,9=54,86 (20)	109,5—133,3=122,19 (20)	126,1—147,6=136,08 (20)
<i>montanus</i>	50,0—64,2=57,32 (16)	103,8—142,8=126,91 (16)	121,4—152,8=141,75 (15)
„ var.	47,6—57,6=51,30 (10)	95,3—114,2=105,80 (12)	121,4—138,0=132,80 (10)
<i>linariae</i>	40,4—52,4=46,11 (9)	100,0—119,0=108,10 (12)	123,8—140,4=129,58 (12)
<i>simplex</i>	50,0—57,1=53,40 (20)	93,8—122,3=106,25 (20)	128,3—149,9=136,48 (21)
<i>hildeae</i>	40,4—43,3=41,50 (3)	121,4—123,8=123,20 (4)	128,5—145,7=135,08 (4)
<i>oneillae</i>	38,1—61,9=53,37 (32)	100,0—129,9=114,74 (38)	107,1—143,8=122,64 (37)

<i>Taeniothrips</i>	Borste 3	Borste 4
<i>atratus</i>	138,0—160,6=148,24 (20)	95,2—123,8=110,42 (20)
<i>montanus</i>	133,3—171,4=154,54 (14)	93,8—126,1=112,65 (13)
„ var.	128,5—161,8=149,64 (11)	100,0—109,5=105,68 (5)
<i>linariae</i>	121,4—147,6=136,69 (12)	88,0—107,1=98,44 (11)
<i>simplex</i>	121,4—145,2=130,35 (24)	80,9—95,2=87,45 (23)
<i>hildeae</i>	157,1—166,6=161,24 (4)	100,0—109,5=104,52 (2)
<i>oneillae</i>	128,5—159,5=144,98 (38)	107,1—147,6=127,98 (37)

Die Autoren sprechen nur von inneren und äußeren Borsten auf dem IX. Tergit, wobei nicht klar ist, ob unter den ersteren die von mir bezeichnete Bo 1 oder die Bo 1 und Bo 2, unter den letzteren nur Bo 3 oder die Bo 2 und Bo 3 gemeint sind. Bei Pussard habe ich sogar den Verdacht, daß seine Werte für die „innere Borste“ sich auf die Dorsalborste beziehen. Um jede Verwirrung von vornherein auszuschließen, soll meine Abb. 4 zeigen, welche Borsten der Segmente IX und X ich ausgemessen habe.

Aus der Literatur seien folgende Angaben zitiert.

Für *T. atratus*. Dorsalborste: Priesner, Eecke, Knechtel 40—50, Morison 58—65  $\mu$ , Melis 60  $\mu$ .

Mittlere Hinterrandborste (wohl meine Bo 1): Priesner und Eecke 113  $\mu$ , Morison 150  $\mu$ , Melis 130  $\mu$ .

Seitenborste (wohl meine Bo 2 und Bo 3): Priesner 150  $\mu$ , Morison 174  $\mu$ , Melis 150 und 140  $\mu$ .

Für *T. linariae*. Priesner: längste Borste 140  $\mu$ .

Für *T. simplex*. „Innere Borste“: Moulton + Steinweden 160  $\mu$ , Steele 133  $\mu$ , Pussard 58—77  $\mu$ , Bounier 95—107  $\mu$ .

„Äußere Borste“: Moulton + Steinweden 125—135  $\mu$ , Steele 155  $\mu$ , Pussard 105—114  $\mu$ , Bournier 120—137  $\mu$ .

Morison gibt für die Borsten des IX. Segmentes allgemein 120 bis 148  $\mu$  an.

Ich messe bei Bo 4 in einem Falle auf einer Seite nur 69,0  $\mu$ ; der Wert fällt so stark aus der Reihe, daß er als monströs zu betrachten ist und daher nicht berücksichtigt wurde. Tut man das doch, so erniedrigt sich der Durchschnitt auf 86,68  $\mu$  (24).

**Tabelle 13. Weibchen, Länge der Borsten auf dem X. Segment.**

<i>Taeniothrips</i>	Borste 1	Borste 2	Borste 3
<i>atratus</i>	126,1—149,9=136,44 (20)	119,0—147,6=132,57 (20)	73,8— 90,4= 83,72 (20)
<i>montanus</i>	126,1—142,8=133,95 (15)	114,2—142,8=133,51 (15)	69,0— 95,2= 83,68 (15)
„ var.	118,0—133,4=127,56 (11)	119,0—128,5=123,72 (11)	76,2— 88,2= 83,10 (11)
<i>linariae</i>	111,8—128,5=120,20 (11)	104,7—126,1=116,80 (12)	71,4— 90,4= 79,38 (12)
<i>simplex</i>	121,4—135,6=128,84 (20)	114,2—133,3=123,36 (21)	76,2— 95,2= 83,71 (23)
<i>hildeae</i>	119,0—130,9=124,35 (4)	123,8—128,5=126,12 (4)	90,9—100,0= 93,68 (4)
<i>oneillae</i>	130,9—159,5=143,58 (36)	128,5—152,3=139,79 (35)	95,2—120,0=108,12 (35)

Für Borsten des X. Segmentes (siehe auch Abb. 4) liegen nur wenige Angaben in der Literatur vor, wobei wohl die Bo 1, vielleicht auch die Bo 2 der Tabelle 13 gemeint sind.

Zu *T. atratus*. Priesner und Knechtel 135  $\mu$ , Morison 145  $\mu$ , Melis 125  $\mu$ .

Zu *T. simplex*. Steele 133  $\mu$ .

**Tabelle 14. Weibchen, Anzahl der akzessorischen Borsten auf den Abdominalsterniten.**

<i>Taeniothrips</i>	II. Sternit	III. Sternit	IV. Sternit
<i>atratus</i>	0—3=1,50 (10)	11—16=13,60 (10)	11—16=14,30 (10)
<i>montanus</i>	0—2=1,14 (7)	9—15=12,28 (7)	8—16=11,57 (7)
„ var.	0—1=0,80 (5)	10—17=12,20 (5)	10—17=13,20 (5)
<i>linariae</i>	1 (1)	10 (1)	10 (1)
<i>simplex</i>	1—2=1,31 (13)	9—14=11,38 (13)	9—13=11,36 (14)
<i>hildeae</i>	1 =1,00 (2)	11—14=12,50 (2)	10—11=10,50 (2)
<i>oneillae</i>	0—3=1,47 (19)	10—18=13,89 (18)	13—19=15,95 (19)

<i>Taeniothrips</i>	V. Sternit	VI. Sternit	VII. Sternit
<i>atratus</i>	12—19=15,90 (10)	13—21=17,20 (10)	14—24=19,00 (10)
<i>montanus</i>	9—15=13,00 (8)	10—16=13,00 (8)	10—15=13,75 (8)
„ var.	10—14=12,00 (5)	10—14=12,60 (5)	8—13=11,20 (5)
<i>linariae</i>		11 (1)	11 (1)
<i>simplex</i>	9—14=11,28 (14)	8—13=11,07 (14)	6—13=10,23 (13)
<i>hildeae</i>	13 =13,00 (2)	12—15=13,50 (2)	13 =13,00 (2)
<i>oneillae</i>	13—25=19,95 (19)	16—27=21,63 (19)	17—27=21,32 (19)

Akzessorische Borsten von vorn nach hinten an Länge etwas zunehmend; das fällt bei *T. hildeae* besonders auf, wo die akzessorischen Borsten der vorderen Segmente auch deutlich zarter sind.

*T. simplex* mit klar einreihiger Borstenanordnung (Abb. 11). Für diese Art gibt O'Neill + Bigelow auf Segm. II gewöhnlich 2, auf Segm. III bis VII 6—10, gewöhnlich 8 akzessorische Borsten, in mehr oder weniger

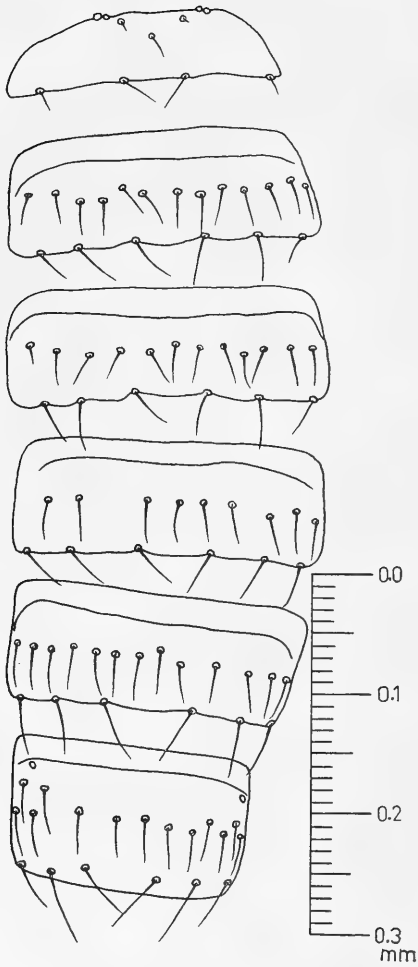


Abb. 11: *Taeniothrips simplex*. ♀. Abdominalsternite II bis VII.

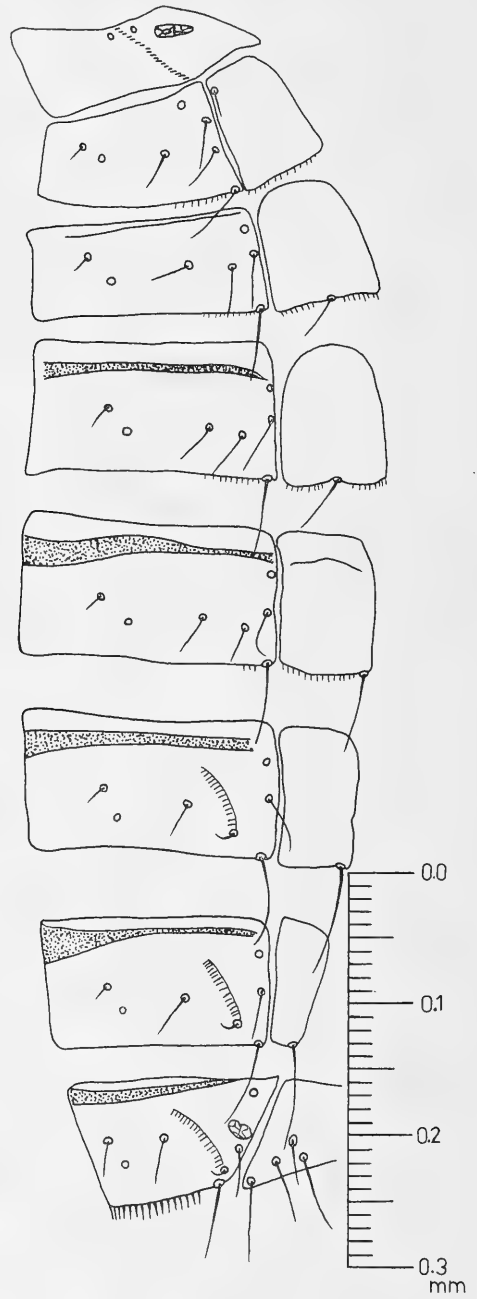


Abb. 12: *Taeniothrips simplex*. ♀. Abdomen von der Seite: Dorso-pleurite und halbe Tergite des I. bis VIII. Segmentes.

regelmäßiger Reihe, an; für *T. atratus* zählen dieselben Verfasser auf Sternit II 1 und 2, auf den Sterniten III—VII 14—20 akzessorische Borsten.

Für *T. simplex* sei noch hier bemerkt, daß die mittleren Marginalhaare (= Marginal-Bo 1) auf den Abdominalsterniten näher zueinander als zu den Marginalborsten 2 stehen.

Nun noch einige Worte zu den Dorsopleuriten. Diese sind bei den Vertretern der hier behandelten Gruppe auf der Fläche beborstet, reichlich bei *T. oneillae* (Abb. 3), knapp bei *T. linariae*. Eine Ausnahme bildet nur *T. simplex* (Abb. 12), der auch dadurch seine Zugehörigkeit zu einer fremden Fauna dokumentiert: Seine Dorsopleurite III bis VII erweisen sich als borstenlos. *T. simplex* besitzt aber natürlich wie *Taeniothrips*-Arten im allgemeinen auf dem Hinterrande dieser Dorsopleurite eine Marginalborste, die beim III. und IV. Segment etwa in der Mitte des Randes sitzt, weiter nach hinten an die ventrale Ecke rückt. Die Beborstung der Dorsopleurite des II. Segmentes dürfte klassifikatorisch von Bedeutung sein. Für *T. oneillae* (Abb. 3) ist dazu ja schon bei der Beschreibung das Nötige gesagt. Bei *T. atratus* (Abb. 13) finde ich gewöhnlich<sup>5)</sup> 2 kleine Börstchen, *T. montanus* (Abb. 14) und seine Varietät, ferner *T. simplex* (Abb. 12) präsentieren sich konstant mit 1 Borste. Bei den beiden Weibchen von *T. linariae*, die ich daraufhin untersuchen konnte, fehlen hier solche Borsten.

Die Annahme, daß *Taeniothrips*-Arten mit akzessorischen Sternitborsten auch beborstete Dorsopleuriten haben werden, trifft also, wie *T. simplex* zeigt, nicht immer zu. Diesbezügliche Borsten fehlen ferner bei *T. falsus* Pr. und *pini* Uzel (*laricivorus* Krat. et Far.), während sie bei *T. vulgatissimus* Hal. und *meridionalis* Pr. auftreten. Andererseits scheint es vielleicht Regel zu sein, daß *Taeniothrips*-Arten ohne akzessorische Borsten auf den Abdominalsterniten auch Flächenborsten auf den Dorsopleuriten vermissen lassen. Eine derartige Beziehung konnte ich für *T. discolor* Kar., *firmus* Uz., *frontalis* Uz., *hispanicus* Bagn., *inconsequens* Uz., *latus* Bagn. (*propinquus* Bagn.), *pallidivestis* Pr., *picipes* Zett., *pilosus* Uz. (neben *Amblythrips ericae* Hal., *Physothrips ulmifoliorum* Uz. und *Rhopalandrothrips consociatus* Targ.-Tozz.) feststellen, wobei je nach Spezies sogar die kleine Flächenborste auf dem II. Dorsopleurit in Fortfall kommt. Von anderen *Taeniothrips*-Arten lagen mir leider keine Tiere in Seitenansicht vor, so daß ich über die Beborstung ihrer Dorsopleurite nichts auszusagen vermag.

Die Durchsicht der Literatur nach Erledigung dieser Feststellungen ergab, daß schon Speyer 1951 das Vorhandensein von 3—7 akzessorischen Borsten auf den Dorsopleuriten bei *T. atratus* erwähnt; er sah auch als erster, daß diese Platten vom III. Segment an bei *T. simplex* borstenlos sind. Mellis 1961 ergänzt diese Angaben, indem er für *T. atratus* auf dem II. Dorsopleurit 1 Haar, auf dem III., VI. und VII. 3, auf dem IV. und V. gewöhnlich 4 Haare zählt.

<sup>5)</sup> Von 13 auf der Seite liegenden Tieren zeigen 10 links und rechts 2 Börstchen, ein weiteres Stück trägt auf einer Körperseite 1, auf der anderen 2 Borsten, während die restlichen 2 Weibchen nur 1 Borste jederseits erkennen lassen.

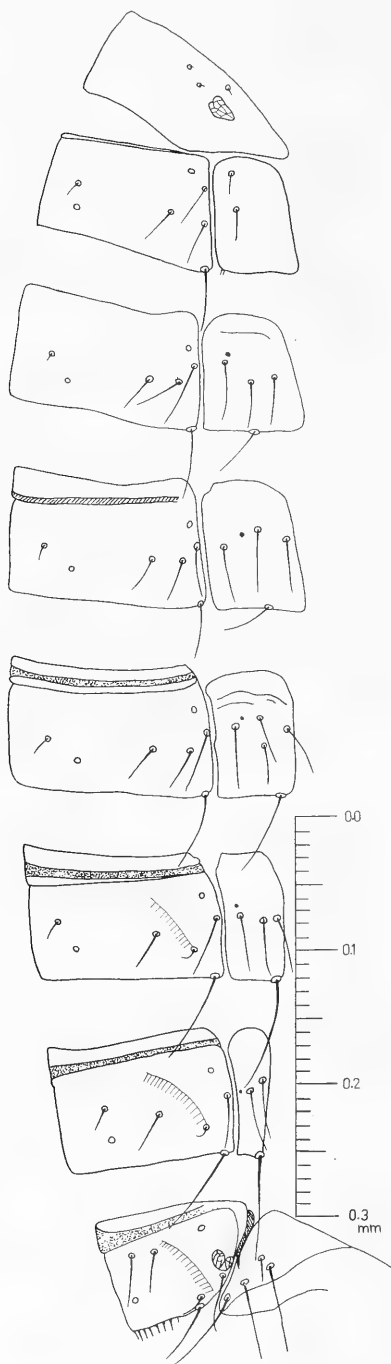


Abb. 13: *Taeniothrips atratus*. ♀. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I. bis VIII. Segmentes.

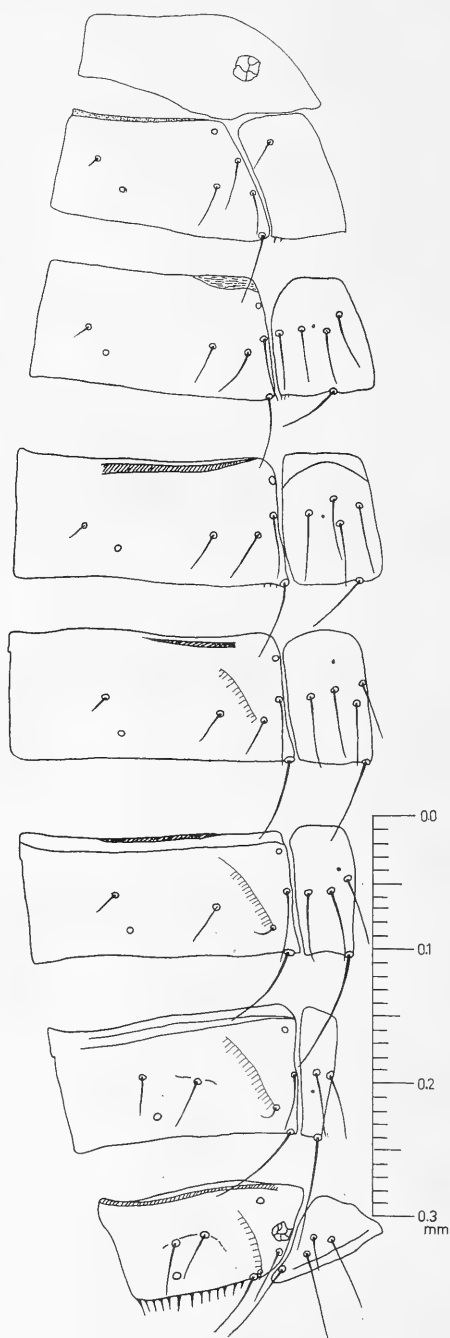


Abb. 14: *Taeniothrips montanus*. ♀. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I. bis VIII. Segmentes.



Der Hinterrand der Dorsopleurite läßt mehr oder minder gut entwickelte Kämme, besonders an den vorderen Segmenten erkennen. Dabei ist auch die Art der Zähnelung verschieden. Ich besitze aber hierzu noch zu wenig Material, um Zufälligkeiten auszuschalten, und begnüge mich mit diesem Hinweis. Auch die Sinnesgrübchen auf den Dorsopleuriten III—VII sind bald deutlich, bald anscheinend rudimentär.

### Die Männchen

**Tabelle 15. Männchen, Messungen am Kopf.**

<i>Taeniothrips</i>	Kopflänge über die Augen hin	Kopfbreite über die Augen hin	Kopfbreite über die Wangen hin
<i>atratus</i>	107,4—121,4=113,76 (9)	133,3—152,3=143,54 (8)	133,3—161,8=146,01 (9)
<i>montanus</i>	119,0—123,8=121,40 (2)	135,6—142,8=139,20 (2)	139,5—142,3=140,90 (2)
„ var.	119,0—121,4=119,80 (3)	149,9—152,3=151,10 (2)	152,3—157,1=154,70 (2)
<i>linariae</i>	100,0 (1)	134,2 (1)	142,3 (1)
<i>simplex</i>	104,7—120,0=112,67 (7)	142,8—159,6=149,95 (6)	150,9—170,4=157,87 (6)
<i>oneillae</i>	116,0—128,5=120,62 (4)	138,0—145,2=142,20 (4)	149,0—157,1=153,28 (4)

Kopf in allen Fällen breiter als lang, Wangen bei allen Arten etwas vorgewölbt.

Zur Größe des Kopfes äußern sich nur Moulton + Steinweden und Steele für *T. simplex*: Kopflänge 117 und 139  $\mu$ , Kopfbreite 150 und 180  $\mu$ .

**Tabelle 16. Männchen, Augenlänge und Augenbreite.**

<i>Taeniothrips</i>	Augenlänge	Augenbreite
<i>atratus</i>	66,2—72,0=69,66 (16)	45,2—57,1=52,17 (12)
<i>montanus</i>	57,1—71,4=64,25 (3)	47,6—48,6=48,10 (2)
„ var.	66,6—71,4=69,18 (5)	47,6—49,0=48,20 (4)
<i>linariae</i>	58,1—59,5=58,80 (2)	39,0—41,9=40,45 (2)
<i>simplex</i>	61,9—76,2=70,89 (13)	38,1—57,1=48,16 (11)
<i>oneillae</i>	61,9—78,5=70,91 (7)	47,6—54,7=50,28 (6)

**Tabelle 17. Männchen, Kopfborsten. (Längen in  $\mu$ ).**

<i>Taeniothrips</i>	Interocellarborsten	Mittlere Postocularborsten	Seitliche Postocularborsten
<i>atratus</i>	28,2—38,1=33,83 (14)	22,8—29,0=25,74 (17)	18,5—28,6=21,75 (29)
<i>montanus</i>	38,1—38,6=38,35 (2)	23,8—30,9=25,84 (7)	19,0—24,8=20,93 (6)
„ var.	33,3—38,1=36,08 (5)	22,8—28,6=26,00 (7)	14,3—20,0=16,46 (18)
<i>linariae</i>	35,7 (1)	28,6—30,0=29,07 (3)	14,3—21,4=19,32 (5)
<i>simplex</i>	9,5—14,3=13,09 (8)	14,3—19,5=16,53 (12)	9,5—16,2=14,06 (11)
<i>oneillae</i>	28,6—33,3=30,48 (5)	16,6—22,8=19,47 (3)	14,3—19,0=16,50 (6)

Kopfborsten bei *T. simplex* deutlich kürzer als bei den übrigen Arten; die Interocellaren sind oft so fein, daß man sie kaum erkennen kann. Bei 2 Tieren von *T. montanus* steht hinter den inneren Postocularen noch ein Börstchen.

Tabelle 18. Männchen, Länge der Fühlerglieder in  $\mu$ .

<i>Taeniothrips</i>	1. Fühlerglied	2. Fühlerglied	3. Fühlerglied
<i>atratus</i>	23,8—28,6=27,56 (14)	35,7—42,8=38,57 (12)	57,1—62,0=59,89 (17)
<i>montanus</i>	26,2—28,6=27,40 (4)	35,7—40,4=38,65 (4)	61,4—66,6=64,23 (6)
„ var.	26,2—30,9=28,80 (15)	38,1—42,4=39,38 (13)	54,7—64,2=60,06 (16)
<i>linariae</i>	28,6 (1)	34,3 (1)	54,7—57,1=55,50 (3)
<i>simplex</i>	23,8—26,2=24,60 (6)	35,7—40,4=38,54 (5)	42,4—50,0=47,58 (16)
<i>oneillae</i>	30,9—33,3=31,82 (9)	38,1—42,8=39,39 (8)	47,1—53,3=48,99 (10)

<i>Taeniothrips</i>	4. Fühlerglied	5. Fühlerglied	6. Fühlerglied
<i>atratus</i>	44,9—54,7=51,52 (17)	37,1—42,8=40,39 (18)	56,6—64,2=60,82 (18)
<i>montanus</i>	50,9—59,0=54,58 (6)	38,6—43,0=41,03 (6)	57,1—66,6=62,12 (6)
„ var.	48,1—54,7=51,95 (16)	37,3—40,9=38,81 (15)	51,9—57,3=55,07 (14)
<i>linariae</i>	42,8—45,7=44,57 (3)	33,3—35,7=34,90 (3)	47,6—50,0=49,20 (3)
<i>simplex</i>	45,1—52,4=47,65 (16)	33,8—41,9=37,88 (16)	55,2—61,9=58,55 (15)
<i>oneillae</i>	38,1—45,7=42,85 (10)	33,3—37,0=34,89 (10)	36,6—44,3=40,72 (8)

<i>Taeniothrips</i>	7. Fühlerglied	8. Fühlerglied
<i>atratus</i>	7,2— 9,5= 8,55 (17)	9,5—13,8=11,41 (17)
<i>montanus</i>	9,5—11,9=10,15 (6)	11,9—12,8=12,43 (6)
„ var.	7,1— 9,0= 7,67 (15)	9,5—12,4=11,03 (15)
<i>linariae</i>	7,1— 9,5= 8,53 (3)	9,7—10,5=10,23 (3)
<i>simplex</i>	6,7— 9,0= 7,44 (16)	8,1—11,9=10,36 (16)
<i>oneillae</i>	7,1— 9,5= 8,49 (9)	11,9—16,2=13,50 (10)

Siehe Abb. 6 und 7.

3. Fühlerglied bei *T. linariae* und *T. simplex* kleiner, bei *T. montanus* var. und *T. oneillae* größer als das 6. Bei *T. montanus* und *T. atratus* sind die beiden Glieder etwa gleich lang.

4. Fühlerglied nur bei *T. simplex* so lang wie das 3., bei den übrigen Arten kleiner. Bei *T. oneillae* ist das 4. Fühlerglied nie kleiner als das 6., gelegentlich gleich groß, meistens größer.

5. Fühlerglied immer kürzer als das 4. und 6.

6. Fühlerglied bei *T. oneillae* auffallend klein, nie über 45  $\mu$ .

Angaben über den männlichen Fühler machen nur verhältnismäßig wenige Autoren. Ich erwähne folgendes:

Zur Länge: Nach U z e l ist für *T. atratus* der Stylus beim Männchen kürzer als beim Weibchen, was meine Messungen bestätigen; das trifft auch für die übrigen untersuchten Arten zu, wie der Vergleich von

Tabelle 3 mit Tabelle 18 zeigt. Maße für die Länge der einzelnen Fühlerglieder finden sich nur für *T. simplex* bei Moulton + Steinweden und Steele, und zwar 1. Fühlerglied 20 und 25  $\mu$ , 2. Fühlerglied 34 und 40  $\mu$ , 3. Fühlerglied 50 und 49  $\mu$ , 4. Fühlerglied 50 und 46  $\mu$ , 5. Fühlerglied 30 und 37  $\mu$ , 6. Fühlerglied 53 und 58  $\mu$ , 7. Fühlerglied 6 und 6  $\mu$ , 8. Fühlerglied 10 und 12  $\mu$ . Priesner gibt außerdem für *T. linariae* noch das 3. Fühlerglied mit 55  $\mu$  an.

Zur Farbe: für *T. atratus*. Priesner 1926/28, das 3. Fühlerglied ist heller als beim Weibchen; derselbe 1964, ganzer Fühler dunkel.

Für *T. montanus*. 3. Fühlerglied nach Maltbaek 1932 gelb, nach Priesner 1964 gelb oder leicht getrübt.

Zur Form: 3. und 4. Fühlerglied bei *T. montanus* nach Priesner 1926/28 stärker geschnürt als bei *T. atratus*, nach demselben Verfasser bei *T. linariae* konvex, am Ende geschnürt.

Tabelle 19. Männchen, Breite der Fühlerglieder in  $\mu$ .

<i>Taeniothrips</i>	1. Fühlerglied	2. Fühlerglied	3. Fühlerglied
<i>atratus</i>	26,2—30,9=28,71 (14)	23,8—27,1=25,89 (13)	18,5—21,4=20,44 (18)
<i>montanus</i>	30,0—30,9=30,47 (3) <sup>1)</sup>	26,2—28,6=27,12 (4) <sup>2)</sup>	21,4—21,9=21,52 (4) <sup>3)</sup>
„ var.	28,6—30,5=29,22 (8) <sup>4)</sup>	24,3—28,6=26,28 (14)	20,9—23,8=22,25 (16)
<i>linariae</i>		<sup>5)</sup>	22,8—23,6=23,23 (3)
<i>simplex</i>	26,2—28,7=28,04 (5) <sup>6)</sup>	25,7—26,6=26,18 (5)	19,0—22,4=21,42 (16)
<i>oneillae</i>	30,9—35,7=33,75 (8) <sup>7)</sup>	28,6—30,9=29,19 (9)	20,9—23,8=22,41 (10)

<i>Taeniothrips</i>	4. Fühlerglied	5. Fühlerglied	6. Fühlerglied
<i>atratus</i>	19,0—21,4=20,17 (18)	16,2—19,0=17,20 (18)	19,0—22,8=20,29 (18)
<i>montanus</i>	20,5—21,9=21,27 (6)	18,5—19,0=18,92 (6)	20,5—21,4=21,12 (6)
„ var.	20,5—22,8=21,59 (16)	17,2—19,5=18,36 (16)	19,0—21,4=20,69 (15)
<i>linariae</i>	21,4 =21,40 (3)	16,6—17,6=17,10 (3)	19,0—20,0=19,67 (3)
<i>simplex</i>	19,0—20,5=19,60 (15)	18,1—19,5=18,92 (15)	18,1—19,5=18,96 (14)
<i>oneillae</i>	21,4—23,9=22,75 (10)	19,0—21,4=20,27 (10)	20,9—22,4=21,60 (10)

<i>Taeniothrips</i>	7. Fühlerglied	8. Fühlerglied
<i>atratus</i>	7,1— 9,5= 8,48 (17)	4,9—7,1=5,98 (17)
<i>montanus</i>	8,6— 9,5= 9,12 (6)	6,2—7,6=7,05 (6)
„ var.	8,6— 9,5= 9,17 (15)	5,7—7,1=6,51 (15)
<i>linariae</i>	8,1— 9,5= 8,87 (3)	6,2—6,7=6,53 (3)
<i>simplex</i>	6,8— 8,6= 7,58 (15)	4,8—7,1=5,56 (16)
<i>oneillae</i>	9,5—11,9=11,30 (9)	6,2—8,1=7,23 (10)

Nur Moulton + Steinweden geben Maße für die Breite einiger Fühlerglieder an, und zwar für *T. simplex*: 2. Glied 23  $\mu$ , 3. Glied 20  $\mu$ , 4. Glied 16  $\mu$ , 5. Glied 18  $\mu$ , 6. Glied 20  $\mu$ .

An sich fallen die Maße für die Breite der einzelnen Fühlerglieder verschieden aus, je nachdem, ob man diese von der Fläche oder von der Seite betrachtet (Abb. 6 und 7). Besonders auffällig ist das beim 1. Fühlergliede, das von dorsal her ein etwa rundlich-viereckiges, auf der Seite liegend ein röhrenförmig-zylindrisches Bild bietet. Auch beim 2. Fühlergliede muß man die Blickrichtung beim Messen unbedingt beachten. Verarbeitet wurden in der Tabelle 19 nur Maße in Flächenaufsicht. Aber auch von Tieren, die auf der Seite montiert waren, habe ich natürlich die Breite der Fühlerglieder festgestellt und führe sie im folgenden auf. Die Fußnotenindizes weisen dabei hin, auf welche Art und welches Glied sich die Breitenwerte beziehen.

<sup>1)</sup> Ein Männchen mit 26,2  $\mu$ . <sup>2)</sup> Ein Männchen mit 30,9  $\mu$ . <sup>3)</sup> Ein Männchen mit 23,2  $\mu$ . <sup>4)</sup> 8 Messungen mit 21,4—26,6 = 24,54  $\mu$ . <sup>5)</sup> Nur bei einem Tiere konnte an einem Fühler das 2. Glied von der Seite mit 26,2  $\mu$  gemessen werden. <sup>6)</sup> Ein Männchen mit 23,8  $\mu$ . <sup>7)</sup> Ein Männchen an beiden Fühlern je 25,2  $\mu$ .

**Tabelle 20. Männchen, Länge der Fühlerborsten in  $\mu$ .**

<i>Taeniothrips</i>	Borstenlänge am 3. Fühlergliede	Borstenlänge am 4. Fühlergliede
<i>atratus</i>	28,6—40,0=34,56 (18)	23,8—33,3=28,68 (18)
<i>montanus</i>	33,1—38,1=35,58 (6)	28,6—33,3=30,55 (6)
„ var.	28,6—35,2=32,62 (16)	24,1—30,9=28,48 (16)
<i>linariae</i>	36,6—37,6=37,27 (3)	26,2—30,0=27,47 (3)
<i>simplex</i>	19,0—27,6=23,19 (16)	19,0—23,8=21,44 (14)
<i>oneillae</i>	33,3—38,1=36,90 (10)	28,6—42,8=34,90 (9)

Auch diese Borsten sind bei *T. simplex* verhältnismäßig kurz.

Nach Priesner sind die Borsten am 3. Fühlerglied von *T. linariae* dunkel und bis 32  $\mu$  lang. Ich komme auf etwas größere Werte.

**Tabelle 21. Männchen, Länge und Breite des Pronotums.**

<i>Taeniothrips</i>	Pronotumlänge	Pronotumbreite
<i>atratus</i>	109,5—126,1=118,68 (9)	166,6—207,6=188,61 (9)
<i>montanus</i>	126,1—135,6=129,60 (3)	178,5—199,9=191,13 (3)
„ var.	121,4—130,9=126,30 (3)	185,6—192,3=188,95 (2)
<i>linariae</i>	121,4 (1)	179,0 (1)
<i>simplex</i>	111,8—135,6=124,07 (7)	188,0—214,2=198,48 (5)
<i>oneillae</i>	152,2—169,0=161,22 (5)	195,2—214,2=202,90 (4)

Das Pronotum von *T. oneillae* zeigt nach beiden Richtungen hin große Werte. Ansonsten liegen nur für *T. simplex* Maßangaben für das Pronotum vor: Moulton + Steinweden 130  $\mu$  lang, 190  $\mu$  breit, Steele 114  $\mu$  lang, 220  $\mu$  breit.

**Tabelle 22. Männchen, Länge der Pronotumborsten (I).**

<i>Taeniothrips</i>	Längste Borste am Vorderrande	Lateralborste	Äußere Hintereckenborste
<i>atratus</i>	23,8—38,1=30,42 (17)	24,3—40,4=31,44 (17)	61,9—83,3=75,69 (17)
<i>montanus</i>	30,9—39,0=33,60 (3)	29,5—42,8=34,72 (4)	76,2—90,4=83,30 (4)
„ var.	21,4—29,0=25,20 (13)	28,6—42,4=32,31 (15)	62,5—85,7=70,79 (15)
<i>linariae</i>	35,7—42,8=39,25 (2)	28,6—32,4=30,38 (4)	66,6—68,5=67,68 (4)
<i>simplex</i>	13,3—19,0=15,61 (10)	18,1—20,9=19,19 (8)	38,1—61,4=49,68 (13)
<i>oneillae</i>	21,4—28,6=24,00 (7)	29,0—47,6=36,81 (8)	71,4—90,4=80,56 (8)

Alle Borsten bei *T. simplex* verhältnismäßig kurz.

**Tabelle 23. Männchen, Länge der Pronotumborsten (II),  
Borstenzahl auf dem Pronotumhinterrande.**

<i>Taeniothrips</i>	Innere Hintereckenborste	Bo-Anzahl zwischen der inneren Hinterecken-Bo und mittleren Hinterrand-Bo	Mittlere Hinterrandborste
<i>atratus</i>	66,6—85,7=75,59 (18)	1—3=1,94 (18) <sup>1)</sup>	28,6—54,3=38,43 (16)
<i>montanus</i>	78,1—88,0=82,27 (6)	2 =2,00 (5)	33,8—54,3=45,30 (6)
„ var.	64,2—80,9=73,63 (15)	1—3=2,00 (14) <sup>2)</sup>	30,9—42,8=37,01 (12)
<i>linariae</i>	67,6—76,2=71,90 (4)	1 =1,00 (2)	ca. 23,8 (1)
<i>simplex</i>	46,6—67,1=54,53 (15)	1—2=1,92 (13) <sup>3)</sup>	18,5—25,7=22,43 (13)
<i>oneillae</i>	73,8—95,2=83,64 (7)	1—2=1,80 (10) <sup>4)</sup>	38,1—52,4=42,45 (8)

<sup>1)</sup> 1 Borste 2mal, 2 Borsten 15mal, 3 Borsten 1mal. <sup>2)</sup> 1 Borste 1mal, 2 Borsten 12mal, 3 Borsten 1mal. In dem Falle, wo eine Borste festgestellt wurde, findet sich ein überzähliges Börstchen zwischen den beiden medianen Hinterrandborsten; es dürfte sich hierbei also wohl nicht um einen Schwund, sondern um eine Verlagerung handeln.

<sup>3)</sup> 1 Borste 1mal, 2 Borsten 12mal. <sup>4)</sup> 1 Borste 2mal, 2 Borsten 8mal.

Bei einem *T. montanus*-Männchen erscheint eine überzählige, gekrümmte innere Hintereckenborste von 66,4  $\mu$ , die neben der normalen von 80,0  $\mu$  steht und nicht berücksichtigt wird.

Tabelle 24. Männchen, Borstenzahl auf dem Vorderflügel.

<i>Taeniothrips</i>	Auf der Costa	Auf dem Schuppenrand	Auf der Hauptader (basal)
<i>atratus</i>	20—24=21,39 (18) <sup>1)</sup>	4—5=4,94 (18) <sup>7)</sup>	5—8=7,00 (18) <sup>10)</sup>
<i>montanus</i>	21—24=22,00 (5) <sup>2)</sup>	5—6=5,20 (5) <sup>8)</sup>	7—8=7,60 (5) <sup>11)</sup>
„ var.	24—26=25,31 (13) <sup>3)</sup>	5 =5,00 (12)	6—7=6,92 (13) <sup>12)</sup>
<i>linariae</i>	20—21=20,67 (3) <sup>4)</sup>	5 =5,00 (2)	7 =7,00 (2)
<i>simplex</i>	20—26=23,64 (11) <sup>5)</sup>	5 =5,00 (6)	6—9=7,36 (11) <sup>13)</sup>
<i>oneillae</i>	23—26=24,38 (8) <sup>6)</sup>	5—7=5,89 (9) <sup>9)</sup>	5—8=6,78 (9) <sup>14)</sup>

<i>Taeniothrips</i>	Auf der Hauptader (distal)	Auf der Nebenader
<i>atratus</i>	6—9=7,28 (18) <sup>15)</sup>	9—13=11,28 (18) <sup>21)</sup>
<i>montanus</i>	5—7=6,00 (5) <sup>16)</sup>	9—13=11,40 (5) <sup>22)</sup>
„ var.	7—10=8,13 (15) <sup>17)</sup>	10—14=12,53 (15) <sup>23)</sup>
<i>linariae</i>	6—7=6,33 (3) <sup>18)</sup>	11—12=11,33 (3) <sup>24)</sup>
<i>simplex</i>	4—7=5,50 (14) <sup>19)</sup>	10—13=11,42 (12) <sup>25)</sup>
<i>oneillae</i>	6—10=8,40 (10) <sup>20)</sup>	9—14=11,90 (10) <sup>26)</sup>

<sup>1)</sup> 20 Borsten 5mal, 21 Borsten 6mal, 22 Borsten 3mal, 23 Borsten 3mal, 24 Borsten 1mal.  
<sup>2)</sup> 21 Borsten 3mal, 23 Borsten 1mal, 24 Borsten 1mal. <sup>3)</sup> 24 Borsten 3mal, 25 Borsten 3mal, 26 Borsten 7mal. <sup>4)</sup> 20 Borsten 1mal, 21 Borsten 2mal. <sup>5)</sup> 20 Borsten 1mal, 23 Borsten 4mal, 24 Borsten 3mal, 25 Borsten 2mal, 26 Borsten 1mal. <sup>6)</sup> 23 Borsten 3mal, 24 Borsten 1mal, 25 Borsten 2mal, 26 Borsten 2mal. <sup>7)</sup> 4 Borsten 1mal, 5 Borsten 17mal.  
<sup>8)</sup> 5 Borsten 4mal, 6 Borsten 1mal. <sup>9)</sup> 5 Borsten 3mal, 6 Borsten 4mal, 7 Borsten 2mal.  
<sup>10)</sup> 5 Borsten 1mal, 6 Borsten 2mal, 7 Borsten 11mal, 8 Borsten 4mal. <sup>11)</sup> 7 Borsten 2mal, 8 Borsten 3mal. <sup>12)</sup> 6 Borsten 1mal, 7 Borsten 12mal. <sup>13)</sup> 6 Borsten 1mal, 7 Borsten 6mal, 8 Borsten 3mal, 9 Borsten 1mal. <sup>14)</sup> 5 Borsten 2mal, 6 Borsten 2mal, 7 Borsten 1mal, 8 Borsten 4mal. <sup>15)</sup> 6 Borsten 4mal, 7 Borsten 6mal, 8 Borsten 7mal, 9 Borsten 1mal. <sup>16)</sup> 5 Borsten 2mal, 6 Borsten 1mal, 7 Borsten 2mal. <sup>17)</sup> 7 Borsten 4mal, 8 Borsten 6mal, 9 Borsten 4mal, 10 Borsten 1mal. <sup>18)</sup> 6 Borsten 2mal, 7 Borsten 1mal. <sup>19)</sup> 4 Borsten 3mal, 5 Borsten 3mal, 6 Borsten 6mal, 7 Borsten 2mal. <sup>20)</sup> 6 Borsten 1mal, 8 Borsten 4mal, 9 Borsten 4mal, 10 Borsten 1mal. <sup>21)</sup> 9 Borsten 1mal, 10 Borsten 3mal, 11 Borsten 8mal, 12 Borsten 2mal, 13 Borsten 4mal. <sup>22)</sup> 9 Borsten 1mal, 11 Borsten 1mal, 12 Borsten 2mal, 13 Borsten 1mal. <sup>23)</sup> 10 Borsten 1mal, 11 Borsten 1mal, 12 Borsten 4mal, 13 Borsten 7mal, 14 Borsten 2mal. <sup>24)</sup> 11 Borsten 2mal, 12 Borsten 1mal. <sup>25)</sup> 10 Borsten 3mal, 11 Borsten 3mal, 12 Borsten 4mal, 13 Borsten 2mal. <sup>26)</sup> 9 Borsten 1mal, 10 Borsten 1mal, 11 Borsten 1mal, 12 Borsten 3mal, 13 Borsten 3mal, 14 Borsten 1mal.

Borsten auf den Flügeln von *T. oneillae* verhältnismäßig hell, bei den übrigen Arten dunkel. Bei *T. simplex* sind die Flügelhaare basalwärts heller und werden distalwärts dunkler. Die Vermehrung der Borsten auf der Costa wie auch im distalen Teile der Hauptader beruht oft auf monströsen Vorgängen, wie z. B. die Verdoppelung einzelner Borsten erkennen läßt.

In der Literatur finden sich nur für 2 der hier besprochenen Arten Angaben über die Anzahl der distalen Borsten auf der Hauptader:

Für *T. atratus*. Nach Uzel 5—6 Distalborsten. Nach Priesner 1926/28 weniger als bei den Weibchen. Nach Priesner 1964 6—7 Distalborsten. Nach O'Neill + Bigelow 4 oder mehr.

Für *T. montanus*. Nach Priesner 1926/28 und Maltbaek 5, nach Priesner 1964 5—6 Distalborsten.

Tabelle 25. Männchen, Länge der Borsten auf der Hauptader.

<i>Taeniothrips</i>	Letzte (distale) Borste	Vorletzte Borste
<i>atratus</i>	50,0—64,2=57,61 (18)	47,6—60,4=53,18 (18)
<i>montanus</i>	64,7—71,5=68,60 (6)	57,1—69,0=63,83 (6)
„ var.	47,6—61,9=54,00 (14)	32,8—56,6=43,82 (14)
<i>linariae</i>	54,7—57,1=56,30 (3)	45,7—52,4=48,57 (3)
<i>simplex</i>	40,4—54,7=46,78 (13)	38,1—50,0=42,26 (11)
<i>oneillae</i>	57,1—71,4=63,35 (10)	43,8—63,3=54,18 (10)

Auch hier fällt *T. simplex* durch seine kurzen Borsten auf.

Tabelle 26. Männchen, Beborstung des VIII. Abdominalsegmentes.

<i>Taeniothrips</i>	Äußere Dorsalborste Länge in $\mu$	Innere Dorsalborste Länge in $\mu$	Abstand der äußeren Dorsalborsten
<i>atratus</i>	19,0—28,6=23,06 (18)	14,3—21,9=16,99 (18)	90,4—113,3=100,38 (10)
<i>montanus</i>	19,0—26,2=22,16 (5)	18,1—19,0=18,78 (4)	99,0—111,8=105,00 (2)
„ var.	20,0—23,9=23,39 (9)	19,0—23,8=19,48 (10)	111,8—121,4=116,60 (2)
<i>linariae</i>	23,8 (1)	19,0 (1)	109,5 (1)
<i>simplex</i>	23,8—28,6=24,98 (13)	14,3—19,0=15,79 (12)	107,1—119,0=112,51 (7)
<i>oneillae</i>	28,1—33,3=30,30 (9)	22,8—33,3=25,85 (10)	103,8—128,5=119,00 (4)

Die Borsten sind bei *T. oneillae* verhältnismäßig lang.

Für *T. atratus* stimmen Morison 47/49 und O'Neill + Bigelow darin überein, daß ein Kamm auf dem Hinterrande des VIII. Tergits fehlt. Widersprüchlich lauten die Angaben für *T. simplex*: Moulton + Steinweden sprechen von einem schwachen Kamm nur auf den Seiten, Steele findet keinen Kamm oder nur Teile davon an den Seiten, nach Bournier ist dagegen ein Kamm am ganzen Hinterrande des VIII. Tergits vorhanden, auf dem die Zähne in unregelmäßigen Gruppen von 2 und 3 Stück stehen, O'Neill + Bigelow nennen den Kamm schließlich mehr oder weniger komplett, aber mit sehr kurzen und unregelmäßigen Zähnen besetzt. Ich sehe bei den von mir untersuchten Tieren keinen Kamm; auch bei stärkster Vergrößerung sind keine Zähne am Hinterrande des VIII. Tergits zu erkennen; nur bei einem Männchen treten einige wenige unregelmäßige Vorsprünge auf, die man als Zahngelbilde bezeichnen könnte. Eine konstante Entwicklung des Kammes scheint also bei *T. simplex* nicht vorzuliegen.

Tabelle 27. Männchen, Länge der Dornborsten auf dem IX. Tergit.

<i>Taeniothrips</i>	Äußerste in der vorderen Reihe	Innerste in der hinteren Reihe
<i>atratus</i>	19,0—35,7=27,57 (18)	33,3—50,0=42,62 (17)
<i>montanus</i>	28,6 =28,60 (2)	42,8—48,1=44,82 (5)
„ var.	23,8—33,3=27,66 (10)	38,1—47,6=41,80 (14)
<i>linariae</i>	29,5 (1)	42,8—43,8=43,30 (2)
<i>simplex</i>	23,8—32,4=27,51 (12)	35,7—42,8=38,44 (12)
<i>oneillae</i>	19,0—23,8=21,02 (5)	19,0—32,4=26,94 (7)

Siehe Abb. 9.

*T. oneillae* hat verhältnismäßig kurze Dornborsten. Bei *T. simplex* ist einmal diese Beborstung monströs, und zwar auf der einen Körperseite verkümmert.

**Tabelle 28. Männchen, Länge der Borsten des IX. Segmentes.**

<i>Taeniothrips</i>	Borste 1	Borste 2
<i>atratus</i>	85,7—111,8 = 99,08 (17)	77,1—102,3 = 90,49 (18)
<i>montanus</i>	95,2—109,5 = 102,44 (5)	85,7—109,8 = 96,94 (5)
„ var.	90,4—104,7 = 98,69 (15)	78,5— 95,2 = 86,95 (14)
<i>linariae</i>	97,6—100,0 = 98,80 (2)	104,7 = 104,70 (2)
<i>simplex</i>	95,2—102,3 = 98,44 (11)	81,4— 95,2 = 87,85 (13)
<i>oneillae</i>	95,2—123,8 = 110,16 (7)	85,7—109,5 = 95,19 (8)

<i>Taeniothrips</i>	Borste 3	Borste 4
<i>atratus</i>	82,4— 97,6 = 91,91 (18)	73,8— 93,8 = 82,07 (18)
<i>montanus</i>	95,2—100,0 = 98,08 (5)	85,7— 93,8 = 89,48 (4)
„ var.	83,8— 93,8 = 88,67 (15)	61,9— 78,5 = 69,06 (14)
<i>linariae</i>	85,7— 89,5 = 87,60 (2)	88,0— 89,5 = 88,75 (2)
<i>simplex</i>	76,2— 90,4 = 85,15 (13)	66,6— 85,7 = 72,31 (12)
<i>oneillae</i>	90,4—109,5 = 101,02 (9)	90,4—107,1 = 97,16 (9)

Bo 1 ist immer gebogen und wird so gemessen. Bo 3 ist verhältnismäßig gerade. Welche Borsten gemeint sind, geht aus Abb. 9 hervor.

**Tabelle 29. Männchen, Breite der Drüsenfelder  
(Ausdehnung von links nach rechts) auf den Abdominalsterniten.**

<i>Taeniothrips</i>	II. Segment	III. Segment	IV. Segment
<i>atratus</i>		66,6— 95,7 = 79,86 (9)	66,6— 90,4 = 77,58 (9)
<i>montanus</i>		76,2—104,7 = 90,45 (2)	78,5—104,7 = 91,60 (2)
„ var.		76,2— 95,2 = 86,22 (4)	76,2— 96,2 = 87,00 (4)
<i>linariae</i>		123,6 (1)	138,0 (1)
<i>simplex</i>	9,5 (1)	124,2—148,5 = 140,24 (5)	133,3—166,6 = 150,57 (6)
<i>oneillae</i>		24,8— 42,8 = 31,34 (5)	17,6— 23,3 = 20,45 (4)

<i>Taeniothrips</i>	V. Segment	VI. Segment	VII. Segment
<i>atratus</i>	62,8— 84,7 = 72,71 (9)	57,6— 81,4 = 69,67 (9)	52,4— 72,4 = 62,62 (9)
<i>montanus</i>	71,2—100,0 = 85,60 (2)	66,6— 90,4 = 78,50 (2)	59,5— 85,7 = 72,60 (2)
„ var.	76,2— 92,8 = 81,40 (4)	60,0— 83,3 = 73,90 (4)	51,4— 71,4 = 63,05 (4)
<i>linariae</i>	129,5 (1)	123,8 (1)	109,5 (1)
<i>simplex</i>	123,8—161,8 = 141,50 (7)	114,2—142,8 = 130,90 (7)	100,0—128,5 = 117,31 (7)
<i>oneillae</i>	9,0— 19,0 = 11,88 (4)	5,7— 10,0 = 7,80 (5)	4,8— 7,1 = 5,58 (4)



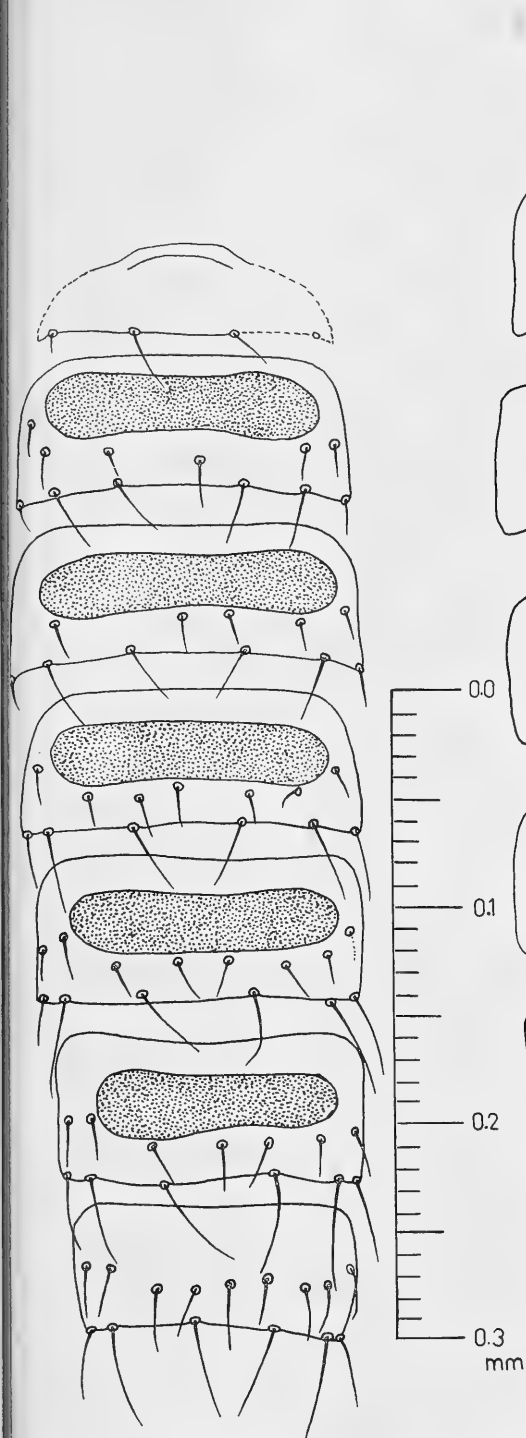


Abb. 15: *Taeniothrips linariae*. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert.

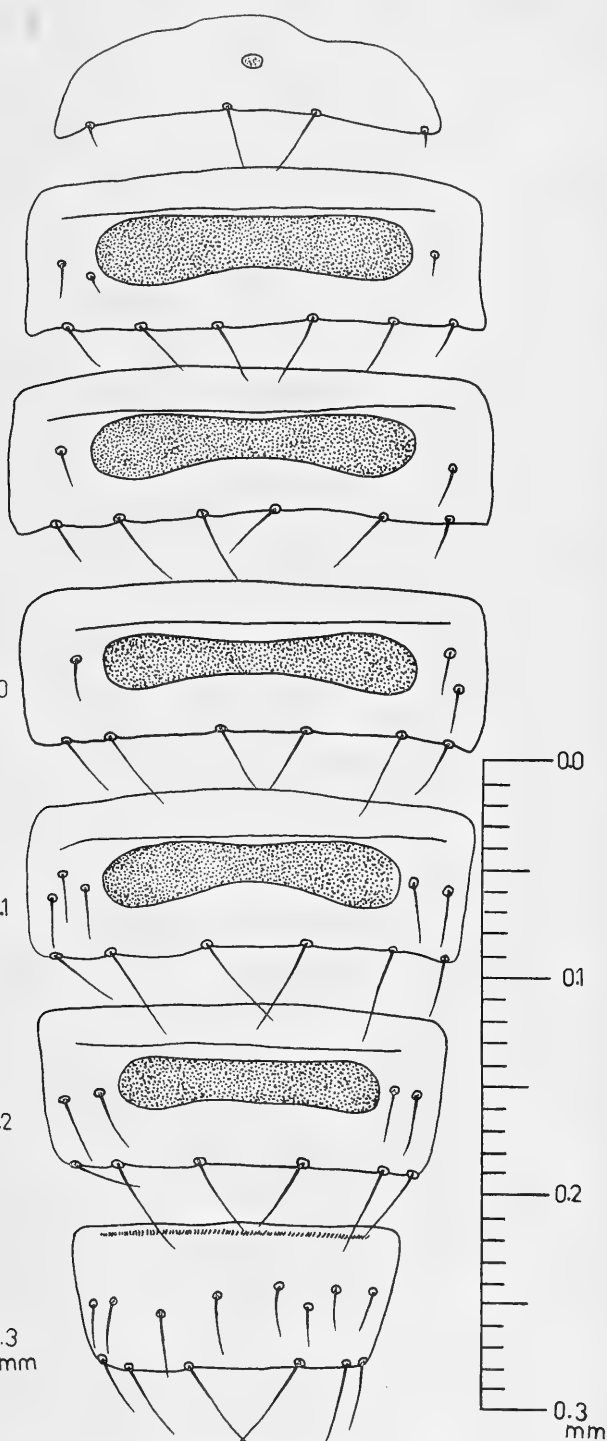


Abb. 16: *Taeniothrips simplex*. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert. (Umrisse und Behorung von Segment II und III nicht ganz sicher, da ein Bein darüber liegt.)

*T. linariae* (Abb. 15) und *simplex* (Abb. 16) mit breiten Drüsenfeldern. Dagegen erweisen sich diese bei *T. oneillae* (Abb. 10) als sehr klein, unscharf abgegrenzt und anscheinend in Degeneration begriffen. Bei *T. simplex* (Abb. 16) nehmen die Drüsenfelder eine hantelförmige Gestalt an, bei den übrigen Arten ist der Vorderrand kaum eingebuchtet, der Hinterrand mehr oder minder konvex. Die Drüsenfelder der beiden *T.-montanus*-Stücke (Abb. 17, 18), die ich untersuchen konnte, ergaben beträchtlich von einander abweichende Werte; vielleicht sind hier zufällig extreme Ausbildungen erfaßt. Ein Stück der *T.-montanus*-Varietät ist unausgefärbt und läßt nur die zentralen Teile der Drüsenfelder erkennen. Von einer Berücksichtigung dieses Tieres sah ich daher ab. Ein anderes wird durch Abb. 19 veranschaulicht.

Die Drüsenfelder haben natürlich bei vielen Autoren Beachtung gefunden. So äußern sich

zu *T. atratus* (Abb. 20): Uzel: Auf Segm. III bis VII je eine längliche, etwas gebogene, lichte Vertiefung, die auf Segm. VII etwas kleiner ist. — Priesner 1926/28: Auf Segm. III bis VII querovale Drüsenfelder; auf Segm. III und IV sind sie 76µ breit. — Speyer 1951: Drüsenfelder mittelgroß, z. B. auf Sternit III 60—90µ breit. — Knechtel 1951: Ovale Drüsenfelder auf Sternit III bis VII. — Melis 1961: Auf Segm. III—VII Drüsenfelder von 80µ Breite. — O'Neill + Bigelow: Drüsenfelder 3mal so breit als lang, auf Segm. III bis VII mit parallelen Seiten.

Zu *T. simplex*: Moulton + Steinweden: Drüsenfelder auf Segm. III—VI breit und sohlenförmig. — Steele: Drüsenfelder auf Segm. III—VII sohlenförmig. — Speyer 1951: Drüsenfelder auf Segm. III 130—150µ. — O'Neill + Bigelow: Drüsenfelder in der Mitte eingeschnürt.

**Tabelle 30. Männchen, Länge der Drüsenfelder (Ausdehnung von kranial nach kaudal in der Medianlinie) auf den Abdominalsterniten.**

<i>Taeniothrips</i>	II. Segment	III. Segment	IV. Segment
<i>atratus</i>		14,3—19,0=17,00 (9)	14,8—20,0=17,48 (9)
<i>montanus</i>		19,0—21,4=20,20 (2)	16,6—23,8=20,20 (2)
„ var.		23,8—26,2=25,00 (4)	23,8—26,2=25,00 (4)
<i>linariae</i>		26,2—28,6=27,40 (2)	24,8—28,6=26,70 (2)
<i>simplex</i>	7,1 (1)	14,3—23,8=17,28 (6)	18,0—26,2=21,63 (6)
<i>oneillae</i>		5,7—11,9= 9,02 (4)	4,8— 9,5= 7,62 (4)

<i>Taeniothrips</i>	V. Segment	VI. Segment	VII. Segment
<i>atratus</i>	15,7—23,8=19,70 (9)	16,6—22,8=18,89 (9)	14,3—21,9=18,14 (9)
<i>montanus</i>	19,0—23,8=21,40 (2)	19,0—21,4=20,20 (2)	16,6—19,0=17,80 (2)
„ var.	21,4—28,6=25,60 (4)	23,3—28,6=25,60 (4)	20,0—26,2=23,45 (4)
<i>linariae</i>	22,8—28,6=25,70 (2)	24,8 —24,80 (2)	23,8 —23,80 (2)
<i>simplex</i>	17,6—28,6=23,40 (7)	14,3—26,2=21,48 (7)	18,5—28,6=22,43 (7)
<i>oneillae</i>	5,2— 8,1= 6,90 (4)	4,8— 9,5= 6,58 (5)	4,8— 6,2= 5,15 (4)

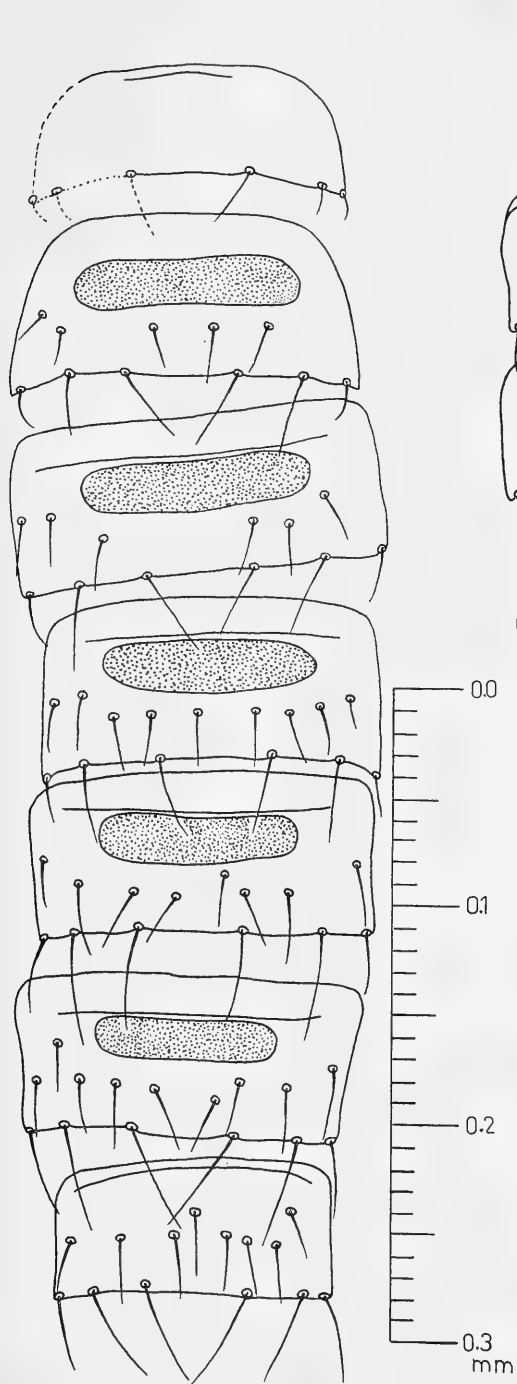


Abb. 17: *Taeniothrips montanus*. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert.

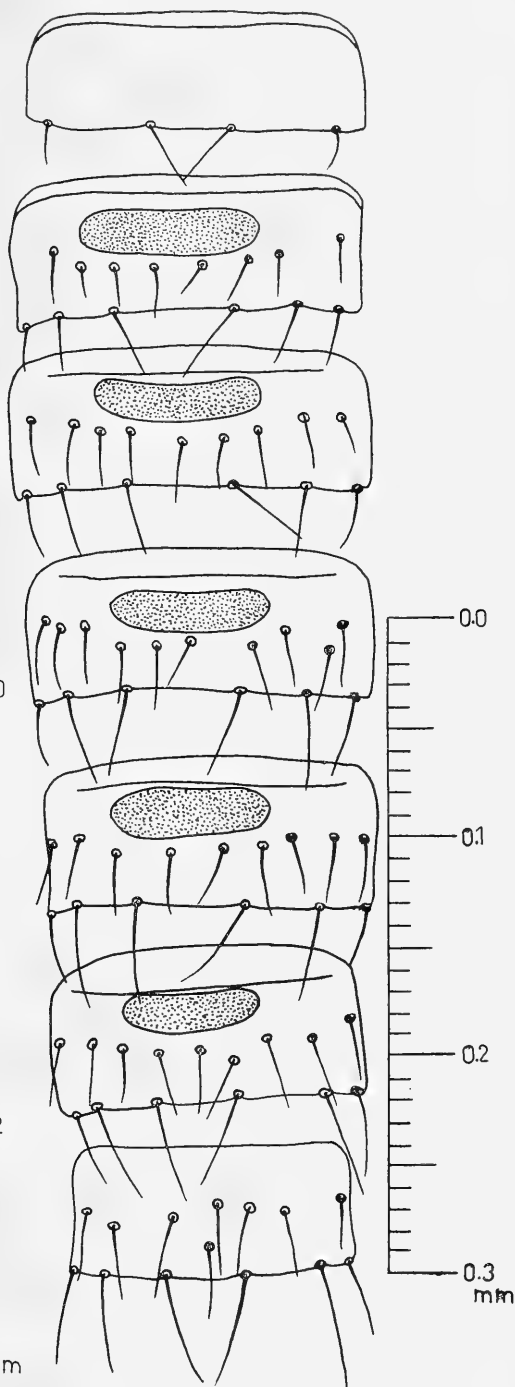


Abb. 18: *Taeniothrips montanus*. ♂. Anderes Exemplar. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert.

Über die Länge der Drüsenfelder finde ich folgende Angaben im Schrifttum:

Für *T. atratus*: Speyer 1951: III. Sternit mit Drüsenfeld von 15—20  $\mu$  Länge. Priesner 1964: Drüsenfelder 17—20  $\mu$  lang.

Für *T. linariae*: Priesner 1926/28: Die ersten 4 Drüsenfelder 20—22  $\mu$ , das letzte 17  $\mu$  lang, schwach biskuitförmig.

Für *T. simplex*: Speyer 1951: Drüsenfeld auf Segm. III 20—30  $\mu$  lang.

**Tabelle 31. Männchen, Anzahl der akzessorischen Borsten auf den Abdominalsterniten.**

<i>Taeniothrips</i>	II. Segment	III. Segment	IV. Segment
<i>atratus</i>	0—3=1,00 (8)	7—13= 8,89 (9)	6—11= 8,67 (9)
<i>montanus</i>	0 =0,00 (2)	4— 8= 6,00 (2)	5— 9= 7,00 (2)
„ var.	0—1=0,60 (5)	4— 9= 7,50 (4)	7— 9= 8,00 (4)
<i>linariae</i>	0—1=0,50 (2)	6 (1)	9 (1)
<i>simplex</i>	0 =0,00 (8)	2— 6= 4,25 (4)	2— 7= 3,83 (6)
<i>oneillae</i>	0—2=1,00 (4)	9—16=12,50 (4)	12—23=16,25 (4)

<i>Taeniothrips</i>	V. Segment	VI. Segment
<i>atratus</i>	7—11= 8,89 (9)	8—12= 9,89 (9)
<i>montanus</i>	8— 9= 8,50 (2)	8 = 8,00 (2)
„ var.	7— 9= 8,00 (4)	6— 9= 7,50 (4)
<i>linariae</i>	8 (1)	8 (1)
<i>simplex</i>	3— 7= 4,57 (7)	2— 8= 5,00 (6)
<i>oneillae</i>	13—18=12,50 (4)	13—20=16,00 (4)

<i>Taeniothrips</i>	VII. Segment	VIII. Segment
<i>atratus</i>	7—12= 9,44 (9)	5—11= 8,44 (9)
<i>montanus</i>	8 = 8,00 (2)	6— 8= 7,00 (2)
„ var.	5— 7= 6,50 (4)	4— 7= 6,00 (4)
<i>linariae</i>	7 (1)	8 (1)
<i>simplex</i>	3— 8= 5,29 (7)	6—10= 7,86 (7)
<i>oneillae</i>	15—20=16,50 (4)	13—17=14,75 (4)

*T. simplex* (Abb. 16) hat sehr zarte akzessorische Sternitborsten. Man findet sie nur lateral von den Drüsenfeldern, kaudal von diesen sind keine derartigen Borsten vorhanden. Im Gegensatz hierzu (Abb. 17—20) treten bei den übrigen besprochenen Arten akzessorische Sternitborsten sowohl seitlich wie auch kaudal von den Drüsenfeldern auf. Zu *T. simplex* mit seinem Minimum an Beborstung bietet *T. oneillae* (Abb. 10) das Gegenstück. Bei *T. linariae* (Abb. 15) bleibt wegen der starken Schrumpfung des einen Stückes meine Angabe über die Borstenanzahl unsicher; bei dem anderen, seitlich montierten Männchen sehe ich im lateralen Teil der Sternite 1 bis 2, unterhalb der Drüsenfelder ca. 4 Börstchen.

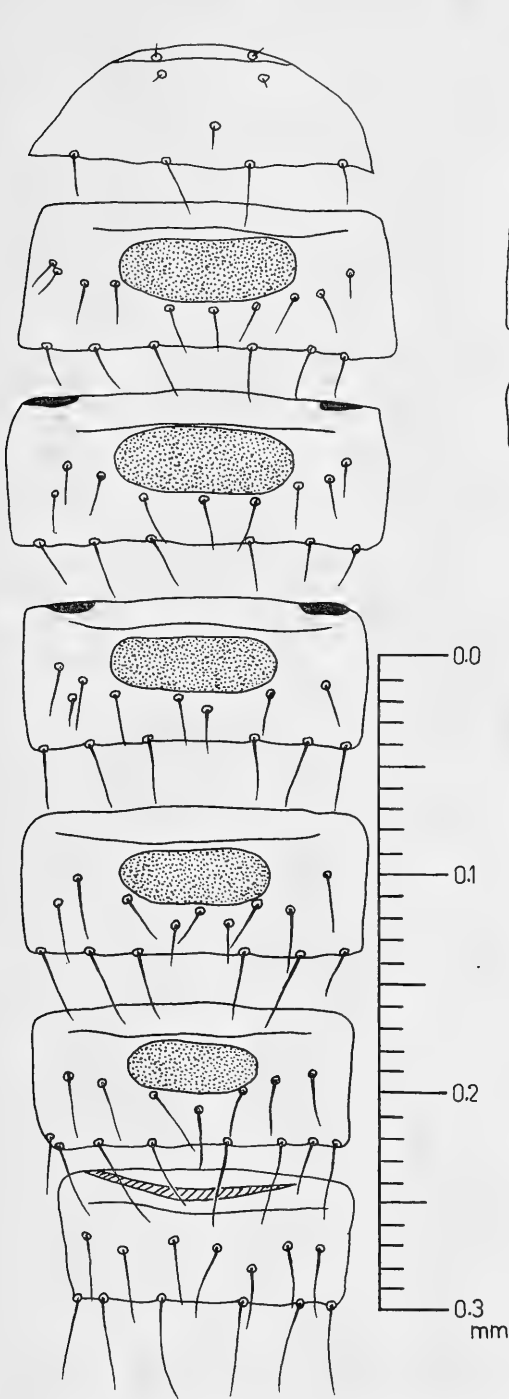


Abb. 19: *Taeniothrips montanus* var. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert.

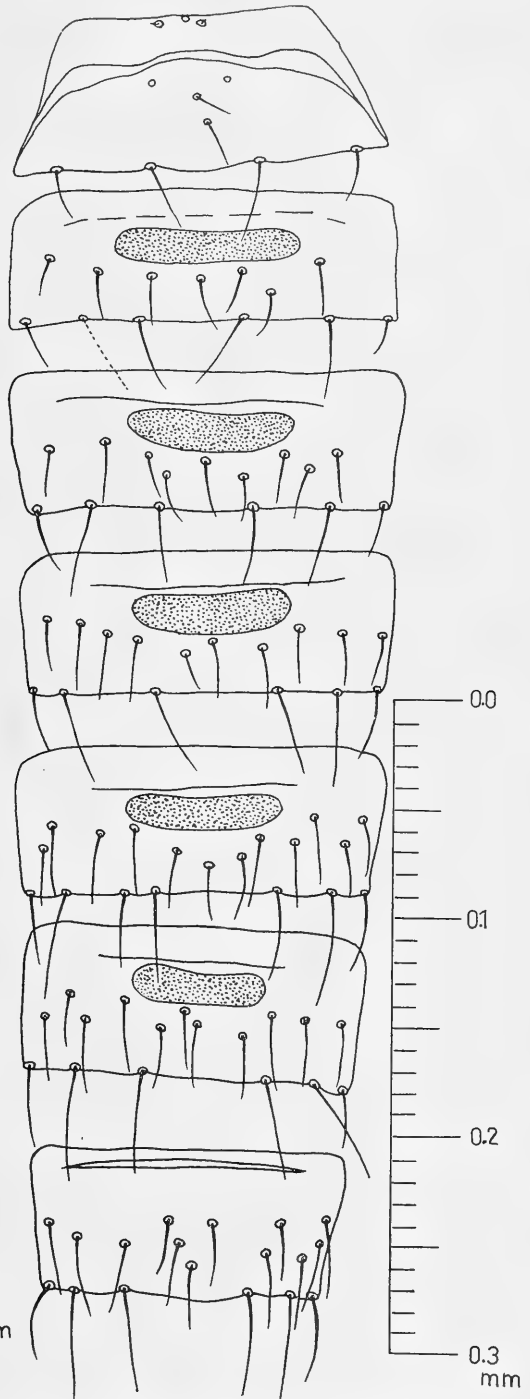


Abb. 20: *Taeniothrips atratus*. ♂. Abdominalsternite II bis VIII. Drüsenfelder punktiert. Auf dem VI. Sternit ist eine akzesorische Borste auf den Hinterrand gerückt.

Aus dem Schrifttum ergeben sich folgende Angaben zu den akzessorischen Borsten auf den Sterniten. Melis 1961 meldet für den I. Sternit des *T. atratus* 2 mikroskopische Härchen. O'Neill + Bigelow kommen zum gleichen Befund wie ich, daß bei *T. atratus* die akzessorischen Borsten in ununterbrochener Reihe hinter den Drüsenfeldern stehen, während die Reihen bei *T. simplex* durch die Drüsenfelder unterbrochen werden.

Über die Dorsopleurite der Männchen wäre das gleiche zu sagen wie über die der Weibchen. Bei *T. simplex* findet sich nur im II. Segment ein Flächenbörstchen, die übrigen Platten dieser Reihe sind frei davon, abgesehen natürlich von den Marginalborsten, die auf Segment III bis VII in normaler

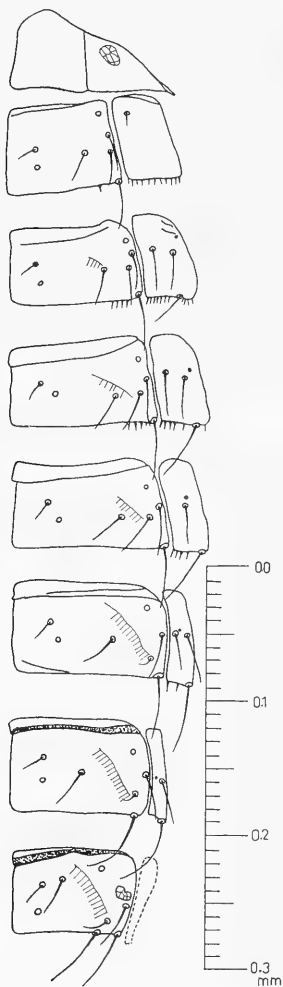


Abb. 21: *Taeniothrips atratus*. ♂. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I. bis VIII. Segmentes. Beim VIII. Segment ist der Ventropleurit punktiert beigegefügt.

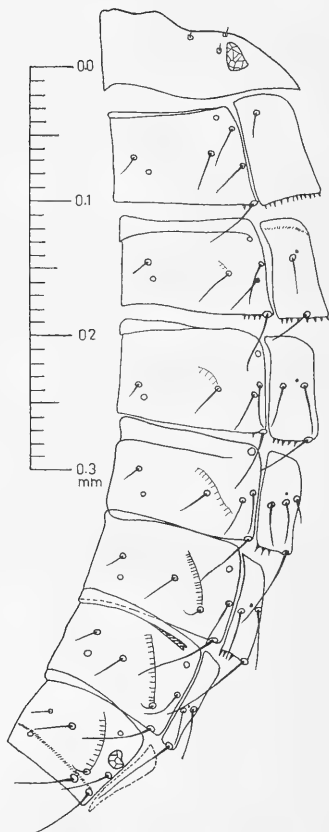


Abb. 22: *Taeniothrips montanus*. ♂. Abdomen von der Seite: Dorsopleurite und halbe Tergite des I. bis VIII. Segmentes. Beim VIII. Segment ist der Ventropleurit punktiert beigegefügt.

Weise auftreten und in gleicher Weise sich nach ventral verschieben wie bei den Weibchen. Bei *T. atratus* (Abb. 21), für den ich eine ganze Anzahl geeigneter Tiere untersuchen konnte, zählt man auf den Dorsopleuriten III bis VII 1 bis 2, einmal (wohl anomalerweise) 3 Flächenbörstchen, bei *T. montanus* (Abb. 22) scheint das gleiche der Fall zu sein, während seine Varietät und *T. linariae* vorwiegend 1 Borste aufweisen. Das einzige Männchen von *T. oneillae* (Abb. 8), das ich auf der Seite liegend besitze, läßt links und rechts 2 Borsten erkennen.

Der Dorsopleurit VIII verwächst mit dem Tergit ohne Naht, aber seine Borsten sind dabei nicht verlorengegangen: Die Marginalborste der Seitenplatte ist zu der des Tergiten hinzugetreten und an der ventralen Ecke dieses Chitinstückes finden wir daher bei allen untersuchten Arten 2 Eckborsten. Daß auch Flächenborsten des Dorsopleuriten übernommen werden können, zeigt (der an sich reichlich beborstete) *T. oneillae* (Abb. 8). Hier sitzt unterhalb des Stigmas nicht nur die Bo 4 des Tergits, sondern auch eine weitere, die sich nur aus der Verschmelzung mit dem Dorsopleuriten herleiten läßt.

Sinnesgrübchen und Zähnenkämme verhalten sich wie bei den Weibchen.

Ich habe schon auf Seite 193 kurz erwähnt, daß mir auch eine Partie von *T. montanus* aus Massiac in der Auvergne, Departement Cantal, zur Verfügung stand. H. Priesner hatte sie vom Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen, zur Bestimmung erhalten und schickte sie freundlicherweise an mich weiter, als er hörte, daß ich über diese Blasenfußgruppe arbeite. Die Tiere wichen in mancher Hinsicht deutlich von dem übrigen mitteleuropäischen Material ab und gaben Veranlassung, sie deswegen in meinen Tabellen gesondert als Varietät von *T. montanus* aufzuführen.

Die Unterschiede gegenüber *T. montanus* liegen im folgenden: Bei beiden Geschlechtern sind die Fühlerglieder 5—8, die Borsten auf dem Pronotum und auf den Vorderflügeladern, ferner alle Borsten auf dem IX. Segment kürzer, die Dorsalborsten auf dem VIII. Tergit weiter von einander entfernt; das Pronotum ist nicht so lang und schmaler; die Anzahl der Aderborsten auf dem Vorderflügel finde ich vermehrt, die akzessorischen Borsten auf den abdominalen Sterniten V—VII dagegen verringert. Auch die Länge der Borsten auf dem 3. und 4. Fühlerglied muß in diesem Zusammenhange erwähnt werden, wenn sich hier auch die Männchen anders verhalten als die Weibchen. — Dazu kommen bei den Weibchen Kämme (auf dem VIII. Tergit) mit weniger Zähnen und kürzere Borsten auf dem X. Segment, bei den Männchen nicht so ausgedehnte Drüsenfelder.

All das sind graduelle und oft erst im errechneten Durchschnitt erkennbare Unterschiede. Sie reichen meiner Meinung nicht aus, um eine neue Art zu errichten. Es handelt sich bestenfalls um eine Varietät oder Lokalrasse, vielleicht um eine Parallelerscheinung, wie sie verschiedene andere Thysanopteren beim Hineinreichen in das mediterrane Gebiet zeigen. Aus prak-

tischen Gründen aber und um in Zukunft kurze Hinweise zu ermöglichen, seien die Stücke dieser Fangprobe, nach dem betreffenden französischen Departement als *Taeniothrips montanus* var. *cantalisis* bezeichnet.

Auf Grund der hiermit zusammengetragenen Feststellungen ergeben sich folgende Bestimmungstabellen:

### Weibchen der *Taeniothrips-atratus*-Gruppe

1. Kamm des VIII. Tergits in der Mitte unterbrochen,<sup>6)</sup> auf jeder Seite nur 8—9 Kammzähne. 3. und 4. Fühlerglied stark distal geschnürt. Kleine Art: Kopflänge 98  $\mu$ , Pronotumlänge 126  $\mu$ . . . . . *T. linariae* Pr.
- 1\*. Kamm in der Mitte vollständig, größere Arten: Kopflänge 110—138  $\mu$ , Pronotumlänge 128—181  $\mu$ . . . . . 2
2. 3. Fühlerglied nicht geschnürt. . . . . 3
- 2\*. 3. Fühlerglied deutlich geschnürt oder distalwärts sogar röhrenförmig auslaufend. 4
3. 3. Fühlerglied etwas aufgehell. Durchgehend kurzborstig: Interocellarborsten 16 bis 19  $\mu$ . 6. Fühlerglied 63—71  $\mu$ , 7. Fühlerglied 7,1—9,5  $\mu$ , 8. Fühlerglied 9—12  $\mu$ . 1. Fühlerglied 30—32  $\mu$  breit, 7. Fühlerglied 7—9  $\mu$  breit. Ganzer Fühler 318  $\mu$ . Borsten auf 3. Fühl.-Gl. 24—36  $\mu$ , auf 4. Fühl.-Gl. 21—29  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 14—19  $\mu$ , äußere Hintereckenborste 45—63  $\mu$ , innere Hintereckenborste 52 bis 76  $\mu$ , mittlere Hinterrandborste des Pronotums 21—31  $\mu$ . Innere Dorsalborste auf VIII. Tergit 24—31  $\mu$ , 30—36 Kammzähne. 4. Borste des IX. Segm. 81—95  $\mu$ , 3. Borste des X. Segm. 76—95  $\mu$ . Akzes. Borsten auf VII. Sternit in einer Reihe, auf IV. Sternit 9—13, auf VI. 8—13, auf VII. 6—13. Keine Chitinfenster auf III. Sternit. . . . . *T. simplex* Mor.
- 3\*. 3. Fühlerglied dunkel, wie die übrigen Fühlerglieder. Langborstiger: Interocellarborsten 33—40  $\mu$ . 6. Fühl.-Gl. 40—50  $\mu$ . 7. Fühl.-Gl. 10—12  $\mu$ . 8. Fühl.-Gl. 14—17  $\mu$ . 1. Fühl.-Gl. 33—38  $\mu$  breit, 7. Fühl.-Gl. 12—14  $\mu$  breit. Ganzer Fühler 298  $\mu$ . Borsten auf 3. Fühl.-Gl. 38—53  $\mu$ , auf 4. Fühl.-Gl. 36—48  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 24—36  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste 81—107  $\mu$ , innere Hintereckenborste 81—102  $\mu$ , mittlere Hinterrandborste des Pronotums 38—62  $\mu$ . Innere Dorsalborste auf VIII. Tergit 33—45  $\mu$ , 12—20 Kammzähne. 4. Borste des IX. Segm. 107—148  $\mu$ , 3. Borste des X. Segm. 95—120  $\mu$ . Akzes. Borsten auf VII. Sternit unregelmäßig verteilt, auf IV. Sternit 13—19, auf VI. 16—27, auf VII. 17—27. Chitinfenster auf III. Abdominalsternit. . . . . *T. oneillae* n. sp.
4. Alle Fühlerglieder gleichmäßig dunkel. . . . . *T. atratus* Hal.<sup>7)</sup>
- 4\*. 3. Fühlerglied deutlich aufgehell. oder gelb. . . . . 5
5. 3. Fühlerglied stark aufgetrieben, distal röhrenförmig auslaufend, aufgehell. Interocellarborsten 31  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 43—52  $\mu$ . Lücke auf der Hauptader des Vorderflügels verwischt. Innere Dorsalborsten auf dem VIII. Tergit 25—33  $\mu$ . 32 Kammzähne. Dorsalborsten auf dem IX. Tergit 48—64  $\mu$ . . . . . *T. hildeae* Tck.
- 5\*. 3. Fühlerglied schlank, geschnürt, aber nicht röhrenförmig auslaufend, hellgelb. Interocellarborsten 33—48  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 29—42  $\mu$ . Lücke auf der Hauptader des Vorderflügels breit. Innere Dorsalborsten auf dem VIII. Tergit 34—50  $\mu$ . 17—31 Kammzähne. Dorsalborsten auf dem IX. Tergit 40—43  $\mu$ . . . . . 6

<sup>6)</sup> Bei der Untersuchung von Einzelstücken ist Vorsicht geboten, da bei *T. atratus* nicht selten Deformationen des Kammes auftreten.

<sup>7)</sup> Siehe auch meine Bemerkung Seite 231 zu der Angabe von S o c h a d s e.



6. Costa mit 20—25 Borsten, Hauptader mit 5—8 Distalborsten, Nebenader mit 11 bis 13 Borsten. Distale Borste auf der Hauptader 67—91  $\mu$ . 24—31 Kammzähne. . . . . *T. montanus* Pr.
- 6\*. Costa mit 25—28 Borsten, Hauptader mit 8—10 Distalborsten, Nebenader mit 13 bis 16 Borsten. Distale Borste auf der Hauptader 60—67  $\mu$ . 17—20 Kammzähne. . . . . *T. montanus* var. *cantalisi* nov. var.

### Männchen der *Taeniothrips-atratus*-Gruppe

1. Drüsenfelder sehr klein: IV. Segm. 18—23  $\mu$ , VI. Segm. 6—10  $\mu$ . 3. Fühlerglied dunkel, 6. Fühl.-Gl. 37—44  $\mu$ . Pronotumlänge 152—169  $\mu$ . Dorsalborsten auf Segm. IX (hintere Reihe) 19—32  $\mu$ . 13—18 akzes. Borsten auf Sternit V, 15—20 auf Sternit VII. . . . . *T. oneillae* n. sp.
- 1\*. Drüsenfelder viel größer: IV. Sternit 67—167  $\mu$ , VI. Sternit 58—143  $\mu$ . 3. Fühlerglied dunkel oder aufgehellt, 6. Fühl.-Gl. 48—67  $\mu$ . Pronotumlänge 110—136  $\mu$ . Dorsalborsten auf Segm. IX (hintere Reihe) 33—50  $\mu$ . 3—11 abzes. Borsten auf Sternit V, 3—12 auf Sternit VII. . . . . 2
2. Drüsenfelder sehr groß: IV. Sternit 133—167  $\mu$ , VI. Sternit 124—142  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste des Pronotums 38—68  $\mu$ . Mittlere Hinterrandborste des Pronotums 18 bis 26  $\mu$ . 3—8 akzes. Borsten auf V. Sternit. . . . . 3
- 2\*. Drüsenfelder mittelgroß: IV. Sternit 67—105  $\mu$ , VI. Sternit 58—90  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste 62—90  $\mu$ . Mittlere Hinterrandborste 29—54  $\mu$ . 7—11 akzes. Borsten auf V. Sternit. . . . . 4
3. 3. Fühlerglied nicht geschnürt, 6. Fühl.-Gl. 55—62  $\mu$ . Länge der Borsten auf 3. Fühl.-Gl. 19—28  $\mu$ , auf 4. Fühl.-Gl. 19—24  $\mu$ . Interocellarborsten 13  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste des Pronotums 38—61  $\mu$ , innere Hintereckenborste 47—67  $\mu$ . Distalborste auf der Hauptader 40—55  $\mu$ . Dorsopleurite III—VII ohne Flächenborsten. Akzes. Borsten nicht kaudal von den Drüsenfeldern; Abdominalsternit IV mit 2—7 (durchschnittlich 4), Abdominalsternit V mit 3—7 (durchschnittlich 5) akzes. Borsten. . . . . *T. simplex* Mor.
- 3\*. 3. Fühlerglied deutlich geschnürt, 6. Fühl.-Gl. 48—50  $\mu$ . Länge der Borsten auf 3. Fühl.-Gl. 37—38  $\mu$ , auf 4. Fühl.-Gl. 26—30  $\mu$ . Interocellarborsten 36  $\mu$ . Äußere Hintereckenborste des Pronotums 67—68  $\mu$ , innere Hintereckenborste 68—76  $\mu$ . Distalborste auf der Hauptader 55—57  $\mu$ . Dorsopleurite III—VII mit Flächenborsten. Akzes. Borsten auch kaudal von den Drüsenfeldern; Abdominalsternit IV mit 9, Abdominalsternit V mit 8 akzes. Borsten. . . . . *T. linariae* Pr.
4. 3. Fühlerglied an sich dunkel, wenn auch oft eine Nuance heller als die übrigen Glieder. II. Sternit mit 0—3, VI. Sternit mit 8—12, VII. Sternit mit 7—12 akzes. Borsten. . . . . *T. atratus* Hal.<sup>8)</sup>
- 4\*. 3. Fühlerglied ausgesprochen hell (gelb). II. Sternit mit 0—1, VI. Sternit mit 6—9, VII. Sternit mit 5—8 akzes. Borsten. . . . . 5
5. 3. Fühlerglied hell, 61—67  $\mu$ , 6. Fühl.-Gl. 57—67  $\mu$ , 7. Fühl.-Gl. 9,5—12  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 31—39  $\mu$ . Innere Hintereckenborste 78—88  $\mu$ . Costa mit 21—24, Hauptader (basal) mit 7—8, Hauptader (distal) mit 5—7 Borsten. Letzte Distalborste der Hauptader 65—72  $\mu$ , vorletzte 57—69  $\mu$ . Abstand der äußeren Dorsalborsten auf dem VIII. Tergit 99—112  $\mu$  von einander. Bo 3 des IX. Segm. 95—100  $\mu$ . Länge der Drüsenfelder auf dem III. Sternit 19—21  $\mu$ , auf dem VI. Sternit 19—21  $\mu$ , auf dem VII. Sternit 17—19  $\mu$ . Auf dem VII. Abdominalsternit 8, auf dem VIII. Abdominalsternit 6—8 akzes. Borsten. . . . . *T. montanus* Pr.
- 5\*. 3. Fühlerglied hell, oft auch das 4. etwas aufgehellt. 3. Fühl.-Gl. 55—64  $\mu$ , 6. Fühl.-Gl. 52—57  $\mu$ , 7. Fühl.-Gl. 7—9  $\mu$ . Längste Borste am Pronotumvorderrande 21—29  $\mu$ . Innere Hintereckenborste 64—81  $\mu$ . Costa mit 24—26, Hauptader (basal) mit 6—7,

<sup>8)</sup> Siehe auch meine Bemerkung Seite 231 zu der Angabe von Sochadse.

Hauptader (distal) mit 7—10 Borsten. Letzte Distalborste der Hauptader 48—62  $\mu$ , vorletzte 33—57  $\mu$ . Abstand der äußeren Dorsalborsten auf dem VIII. Tergit 112 bis 121  $\mu$  von einander. Bo 3 des IX. Segm. 84—94  $\mu$ . Länge der Drüsenfelder auf dem III. Sternit 24—26  $\mu$ , auf dem VI. Sternit 23—29  $\mu$ , auf dem VII. Sternit 20—26  $\mu$ . Auf dem VII. Abdominalsternit 5—7, auf dem VIII. Abdominalsternit 4—7 akzes. Borsten. . . . . *T. montanus* var. *cantalisi* nov. var.

## Katalog (Mit Hinweisen auf den Inhalt der Veröffentlichungen)

Die Anzahl der Veröffentlichungen über Thysanopteren hat im 20. Jahrhundert derartig zugenommen, daß es kaum noch möglich ist, alles zu erfassen, geschweige denn auszuwerten. Um was für Zahlen und was für einen Anstieg es sich dabei handelt, habe ich 1959 in einem anderen Zusammenhange bekannt gegeben. Jeder, der sich mit einer Insektenordnung wissenschaftlich-forschend beschäftigt, wird also gezwungen, Hunderte und aber Hunderte von Arbeiten mühsam, umständlich und unter beträchtlichen Kosten zusammenzutragen, um dann feststellen zu müssen, daß sie nichts zu seinem Thema bringen. Je länger die Schriftverzeichnisse werden, um so unproduktiver die literarische Sucharbeit.

Der Titel einer Publikation gibt selten erschöpfend und klar Auskunft über Einzelheiten der Veröffentlichung. Ich bin daher schon seit langem dazu übergegangen, die in der Systematik üblichen und notwendigen Kataloge mit stichwortähnlichen Bemerkungen zu versehen; diese sollen kurz umreißen, was über irgendeine Art gesagt wird. Da ich damit hoffe, wenigstens teilweise manchen Leerlauf zu beseitigen und die Auswertung des Schrifttums zu erleichtern, habe ich auch jetzt an diesem Gedanken festgehalten.

Meine vorliegende Untersuchung ist systematisch-faunistisch ausgerichtet. Was im einzelnen hierzu erarbeitet wurde, was man wissen und wovon man ausgehen muß, glaube ich voll erfaßt zu haben. Etwas Wichtiges fehlt bestimmt nicht. Natürlich war nicht beabsichtigt, jede nackte Erwähnung, besonders aus der Schädlingskunde, zu registrieren. Hierzu gibt es eigene Referierorgane. Man kommt aber außerdem heutzutage nicht daran vorbei, Wichtiges von Unwichtigem zu scheiden, wobei in diesem Begriff keine absolute Bewertung, sondern nur die Beurteilung vom Aspekt der Arbeit verstanden sein soll. Aber immerhin wird auch der Ökologe und angewandte Entomologe im folgenden Hinweise finden, wo er für sein Thema Angaben und weitere Literaturzusammenstellungen erwarten kann. Zu viel zu bringen ist immer besser als zu wenig. So hielt ich auch bewußt manche anscheinende Belanglosigkeit oder überholte Notiz fest. Aus einer faunistischen Liste kann man z. B. nicht nur die tiergeographische Verbreitung klären, man kann auch aus Funddaten Schlüsse über Generationsanzahl ziehen oder die Vorliebe für bestimmte Futterpflanzen eliminieren.

Notiert habe ich aber stets die Abbildungen und hierbei manchmal mir erlaubt zu bemerken, ob solche für weitere moderne Aufbauuntersuchungen brauchbar sind oder nicht. Frühere Jahrzehnte nämlich hielten Illustrationen

für Luxus, schränkten die Bebilderung ein oder erzwangen stärkste Verkleinerungen. Das hat zweifellos den Fortschritt thysanopterologischer Forschungen katastrophal gebremst, denn bei den Blasenfüßen bedeuten Abbildungen nicht Buchschmuck, sondern oft Ausgangspunkt für neue, im Text nicht erwähnte Erkenntnisse. Die Abbildungen müssen daher so groß wie möglich sein, damit sich unterschiedliche Konturen nicht verwischen, Borsten oder Körperteile aus der Zeichnung nachmessen lassen.

### ***Taeniothrips atratus* (Haliday)**

1836. *Thrips atrata*. Haliday: p. 447. Zweizeilige lateinische Kurzdiagnose mit Angabe der Futterpflanzen. Nur noch von historischem Interesse.
1837. *Thrips atrata*. Haliday: p. 146. Reichlich auf *Spergula nodosa*.
1838. *Thrips atrata*. Burmeister: p. 415. Zusammen mit *Thr. vulgatissimus* aufgeführt als Bewohner von Winden, Nelken und Glockenblumen. Entbehrlich.
1843. *Physapus atratus*. Amyot u. Serville: p. 643. Nur Futterpflanzen (wie Haliday 1836).
1852. *Thrips atrata*. Haliday: p. 1109/1110. Lat. Kurzdiagnose. Futterpflanze nur *Spergula nodosa*. Entbehrlich.
- 1878/79. *Thrips atrata*. Reuter: p. 212. Latein. Kurzdiagnose, Futterpflanzen nur „*Campanulae* etc.“. Entbehrlich.
1895. *Physopus atrata*. Uzel: p. 50. Bestimmungstabelle; p. 107—109. Beschreibung, Verbreitung; Abb. Taf. 1, Fig. 6. Männchen total; Tafel 10, Fig. 169. Receptaculum seminis; p. 379, 381—384, 387, 389, 390, 393, 394, 398, 399. Aufzählung der Wirtspflanzen; p. 418, 427. Erwähnt in der Aufzählung der Haliday'schen Arten.
1898. *Physopus atrata*. Coesfeld: p. 472. Nur Fundorte in Norddeutschland.
1899. *Physapus atratus*. Jablonowski: p. 18. Genannt im Verzeichnis ungarischer Thysanopteren. Ein Fundort.
1899. *Physopus atrata*. Reuter: p. 8, 9. Stockholm, Blumenbesucher; p. 50/51. Bestimmungstabelle; p. 53. Finnische Fundorte, Futterpflanzen, Verbreitung in Europa.
1899. *Physopus atrata*. Trybom: p. 271, 273. Zweimal mit anderen Schädlingen kurz erwähnt.
1901. *Physopus atrata*. Leonardi: p. 626, 627. Kurze, nichtssagende Charakterisierung. Futterpflanzen.
1901. *Physopus atrata*. Tümpel: p. 289. Bestimmungstabelle.
1902. *Physopus atrata*. Ribaga: p. 199. In der Bestimmungstabelle; p. 201—202. Abb. eines Männchens, kurze, wenig sagende Beschreibung; p. 234. Befällt Rote Rüben, Mais, Gerste, Kartoffeln.
1902. *Physopus atrata*. Schille: p. 83. Fundorte im Popradtale. Futterpflanze.
1905. *Physopus atrata*. Schille: p. 10311. Funde im Popradtale mit Futt.-Pfl.
1906. *Thrips atrata*. Tepper: p. ohne Paginierung. An *Convolvulus*, Nelken, „Bluebells“.
1907. *Physopus atratus*. Schtscherbakow: p. 913. Im Moskauer Gouvern. festgestellt. Damit liegen 24 Arten für das europäische und asiatische Rußland vor.
1907. *Physopus atrata*. Tümpel: p. 289. Bestimmungstabelle. Auflage entspricht ganz, sogar in Paginierung und Satzspiegel, der von 1901.
1907. *Euthrips atrata*. Karny: p. 45. Gemeldet von Fiume (Uzel); p. 46. Verglichen mit *Taen. frici*.
1909. *Physopus atrata*. Cobelli: p. 3. Zwei Fundorte aus dem Trentin.

1909. *Euthrips atrata*. K a r n y : p. 272/273. Nachgewiesen von Krems-Dürnstein und Neusiedlersee.
1910. *Physopus atrata*. G r e v i l l i u s : p. 163. Verdächtig als Gallenerzeuger.
1911. *Physopus atrata*. S c h i l l e : p. 31. Polnische Fundorte.
1911. *Euthrips atratus*. B a g n a l l : p. 10. Nur in Liste; für England nachgewiesen.
1911. *Physopus atratus*. K a r n y : p. 558. Verdächtig als Gallenerzeuger auf *Stellaria*.
1912. *Physothrips atratus*. K a r n y : p. 337. Aufgeführt in Bestimmungstabelle.
1912. *Physopus atrata*. S c h i l l e : p. 124. Polnische Fundorte u. Futterpflanze.
- 1912 a. *Physopus atrata*. S c h i l l e : p. 233. Nachgewiesen in Galizien und in der Hohen Tatra.
1913. *Physothrips atratus*. S c h t s c h e r b a k o w : p. 463. Im Tschernigowschen Gouv. an Tabak festgestellt.
1914. *Physothrips atratus*. B a g n a l l : p. 531. Verfasser fängt Chalcididen, die er als *Thripoctenus russelli* bestimmt und mit *Taen. atratus* in Beziehung setzt.
- 1914 a. *Ceratothrips britteni*. B a g n a l l : p. 1—4. Beschreibung. Abb. eines Fühlerteiles. Ist nach P r i e s n e r ein Monstrum.
1914. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 191. Fundorte aus Österreich.
1914. *Physothrips atratus*. K a r n y : p. 364. In Bestimm.-Tab. der Gallbildner, Verbreitung Europa.
1915. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 158. In Frühlingsblumen.
1915. *Physothrips atrata*. W i l l i a m s : p. 241. Auf Erbsen und Bohnen in England gefunden.
1916. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 52. Ostpreussische Fundorte, Futterpflanzen.
1917. *Physothrips atrata*. T u l l g r e n : p. 42—44. Genaues Verzeichnis schwedischer Fundorte nach Provinzen, mit Daten und Futterpflanzen.
1919. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : 117/118. Biotope mit Futterpflanzen; p. 122. Albanische Fundorte.
- 1919 a. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 80, 97. Fundorte im ostadriatischen Küstenland (Monte Maggiore und Ilidze).
1920. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 172. Deutsche Fundorte aus Bayern, Berlin, Thüringen, von der Ostseeküste.
- 1920 a. *Taeniothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 50, 55. Überall in Oberösterreich, am Dachstein bis 2300 m aufsteigend. Futterpflanzen.
1921. *Physothrips atratus*. J o h n : p. 8/9. Verschiedene Fundorte in und um Leningrad, Futterpflanzen.
1921. *Physothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 28. Tiroler Fundorte, Futterpflanzen.
1922. *Taeniothrips atrata*. E e c k e : p. 101. Bestimmungstabelle; p. 116—117. Zur Beschreibung. Nachweis aus Holland (Leiden u. Wamel).
1922. *Physopus atrata*. T ü m p e l : p. 289. Bestimmungstabelle. Diese Auflage entspricht ganz den beiden von 1901 und 1907.
1923. *Taeniothrips atratus*. K n e c h t e l : p. 26/27. Zur Gallbildung; p. 122. In der Bestimmungstabelle der rumänischen Arten; p. 133—139. Literatur, Charakterisierung, Beschreibung (Maße der Fühlerglieder!), phytopathologische Angaben, 3 Schabbilder, Abb. des ganzen Tieres, Futterpflanzen, Fundorte in Rumänien.
1923. *Taeniothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 29. 9. Sogar in Höhen von 2000—3000 m ü. M. angetroffen.
1924. *Physothrips atrata*. M o r i s o n : p. 164. Ein Weibchen bei Aberdeen gefangen.
1924. *Taeniothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 38, 41. Nachweis für Estland, kein ausgesprochenes Hochmoortier. Mävli-Moor auf Dagö.
- 1924/25. *Taeniothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 152, 153, 154, 158. Überwintert im Rasen, in Blattrosetten von *Verbascum*, in abgefallenem Laub, zwischen Moos der Rinden, unter Rindenschuppen, unter Laubbaumrinde, in abgestorbenen Blütenständen von *Centaurea* oder *Hypericum*.

- 1924/25 a. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 165. Auf Spiekeroog in Blüten von *Armeria maritima*.
1925. *Taeniothrips atratus*. John: p. 20. Fundorte aus Rußland.
1925. *Taeniothrips atratus*. Blunck: p. 251. Schäden an Bohnen und Saubohnen; p. 252. Bekämpfung, auch in arktische und alpine Regionen vordringend; p. 261. Dem *Thr. sambuci* Heeg. gleichgesetzt<sup>9)</sup>, soll wiederholt Bohnen (*Phaseolus* und *Vicia*), Rosen, Linden usw. beschädigt haben.
1925. *Taeniothrips atratus*. Ahlberg: p. 155. Liste mit Verbreitung in Schweden: Von Schonen bis Lappland.
1925. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 147. Aufzählung der europäischen Thysanopteren. Verbreitung Europa. *Ceratothr. britteni* synonym mit *Taen. atratus*.
- 1926—28. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 271. Gruppierung; p. 275. Bestimmungstabelle; p. 303—07. Literatur, Beschreibung, Monstrositäten, Verbreitung, Entwicklung; p. 472. Bestimmung der Entwicklungsstände. Abb. Taf. 2, Abb. 18. Vorderflügel (zu klein).
1926. *Taeniothrips atratus*. Ahlberg: p. 41. Bestimmungstabelle; p. 42. Kurze Beschreibung, Verbreitung in Schweden.
1927. *Taeniothrips atratus*. Müller: p. 253. Anatomisch-histolog. Studien, vorwiegend an *Parthenothr. dracaenae*, wobei *T. atratus* herangezogen wird. Von Blattunterseite von *Sambucus nigra* (Bestimmung?); p. 259. Larven leben nicht versteckt; p. 264, 283, 288. Einzelheiten zum Darmaufbau mit Abb. p. 288.
1927. *Taeniothrips atratus*. John: p. 83. In der Bestimmungstabelle, ohne irgendwelche russische Fundorte.
1927. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. VIII, 10. Bestimmungstabelle; p. VIII, 5. Abb. des Fühlers.
1927. *Taeniothrips atratus*. Kazakov: p. 16. Serbische Fundorte u. Pflanzenangaben.
1928. *Taeniothrips atratus*. Körting: p. 13. Neben den gewöhnlichen 4 Gramineen-Thysanopteren bei Kiel in Grasbüscheln.
1928. *Taeniothrips atratus*. John: p. 40. In der Bestimmungstabelle, ohne daß damit ein Vorkommen in Rußland behauptet wird.
- 1928 a. *Taeniothrips atratus*. John: p. 62. Beim See Tiberkul auf verschiedenen Pflanzen. In einem Fall nur ♂ unter beiden Geschlechtern von *Fr. intonsa*. Ein Stück mit 7gliedrigen Fühlern.
1928. *Taeniothrips atratus*. Maltbaek: p. 162, 174/75. Aufzählung einer großen Anzahl von Futterpflanzen.
1928. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 64. Nur Fundorte in Ungarn.
- 1928 a. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 181. Fundorte u. Fundumstände in Kärnten.
1928. *Physothrips atratus*. Richter: p. 844. Verbreitung in der Arktis vorwiegend nach Tullgren u. Reuter.
1928. *Taeniothrips atratus*. Titschack: p. 29. Festgestellt für Norddeutschland.
1928. *Taeniothrips atratus*. Peus: p. 566, 567. Zwei Einzelweibchen vom Kl.-Fullener Moor, freie Hochmoorfläche mit *Erica*.
1929. *Physothrips atratus*. Morison: p. 120—123. Lebensweise, an 95 Pflanzen gefunden, Angaben über Entwicklungsstadien, Verbreitung in England.
1930. *Taeniothrips atratus*. John: p. 112. In Imandrö auf der Kola-Halbinsel nachgewiesen.
- 1930 a. *Taeniothrips atratus*. John: p. 219. Zwei Fundorte aus dem Gouv. Nowgorod.
1930. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 167, 170. In immerhin beachtlicher Anzahl auf den Grasfluren u. -flächen Norddeutschlands.

<sup>9)</sup> Es wird hier auf die 3. Aufl. des Handbuchs der Pflanzenkrankheiten von P. Soraue, 1913, Bd. III, bearbeitet von L. Reh, p. 230, verwiesen, wonach aber *Th. sambuci* Heeg. lichte 5. Fühlerglieder und 2—3 distale Borsten auf der Hauptader des Vorderflügels besitzt, demnach auf keinen Fall *T. atratus* gemeint sein kann.

1931. *Taeniothrips atratus*. G a w a l o w : p. 196. In Stawropol nachgewiesen.
1931. *Taeniothrips atratus*. S c a l o n : p. 92. Im Minusinskij-Gebiet festgestellt.
1931. *Taeniothrips atratus*. E e c k e : p. 74. Bestimmungstabelle der holländischen *Taeniothrips*; p. 78—80. Beschreibung, aus Wamel/Holland gemeldet. Abb.: Fühler.
1932. *Taeniothrips atratus*. M a l t b a e k : p. 5. Fühler-Abb.; p. 70. Bestimmungstabelle der dänischen Arten; p. 72/73. Beschreibung, Verbreitung in Dänemark.
1933. *Taeniothrips atratus*. S t e i n w e d e n : p. 290. In großer Bestimmungstabelle aller Arten der Welt; Abb. Flügel auf Taf. 19, Fig. 12.
1933. *Taeniothrips atratus*. S h a r g a : p. 185. Aufzählung; p. 188. Zum Verdauungstraktus; p. 190/192. Speicheldrüsen; p. 194. Malpighische Gefäße; p. 198. Weibl. Geschlechtsorgane; p. 200. Männl. Geschlechtsorgane (Testes durch Kommissur verbunden!). Abb. Taf. 19, Fig. 1.
1934. *Taeniothrips atratus*. J o h n : p. 82, 88/89. Für Lettland nachgewiesen, Aufzählung von Pflanzen mit starkem Befall.
1934. *Physozus atrata*. P e r r i e r : p. 154. In Bestimmungstabelle.
1934. *Taeniothrips atratus*. B e r e s n e w : p. 138. Im Smolensker Gebiet gefangen. Bohnenschädling.
1935. *Taeniothrips atratus*. K r a t o c h v í l : p. 2, 3. Die Art wird in der Brünner Umgebung und an 2 anderen Fundstellen der Tschechoslowakei gesiebt.
1935. *Taeniothrips atratus*. B a g n a l l + J o h n : p. 319. In Frankreich, ohne nähere Angaben.
1935. *Taeniothrips atratus*. H u k k i n e n : p. 13. In der Liste finnischer Thysanopteren ohne nähere Angaben.
1935. *Taeniothrips atratus*. S c a l o n : p. 32. Am Tas-Ufer.
- 1935 a. *Taeniothrips atratus*. S c a l o n : p. 39. Am Ana-Fluß.
1936. *Taeniothrips atratus*. H u k k i n e n : p. 25, 31. Finnische Fundorte.
1936. *Taeniothrips atratus*. K é l e r : p. 107/108. Literatur, polnische Fundorte, Futterpflanzen.
1936. *Taeniothrips atratus*. D o e k s e n : p. 82. Nur Literatur zitiert keine neuen holländischen Fundorte.
1936. *Taeniothrips atratus*. M e l i s : p. 54 ff., 69—76. Literatur (nach Priesner), Beschreibung, Verbreitung in Italien. Abb. Kopf von oben u. von der Seite, Mundwerkzeuge, Kopfborstung, Fühler, Thorax, Flügel, Beine, Pleurotergite, Hinterleib, Geschlechtsorgane, ganzes Männchen u. Weibchen, Schadbilder.
1936. *Taeniothrips atratus*. G l e n d e n n i n g : p. 14. Auch an Gladiolen in Britisch Columbien gefunden und an diesen schädlich.
1937. *Taeniothrips atratus*. K é l e r : p. 7. In Kätischerfängen auf einem Weizenfelde bei Bromberg (Bydgoszcz).
1937. *Taeniothrips atratus*. M o r i s o n : p. 70. Auf den Inseln Raasay u. Scalpay (westl. v. Schottland) festgestellt.
1937. *Taeniothrips atratus*. K n e c h t e l : p. 18, 20, 21, 24—26, 29—34, 36—38, 47, 50, 52, 63, 64, 68, 73. Erwähnt in der Verbreitungsanalyse nach Biotopen und Pflanzengesellschaften in Rumänien.
1937. *Taeniothrips atratus*. S a k i m u r a : p. 372. Unter den Thysanopteren genannt, von denen man Parasiten kennt.
1938. *Taeniothrips atratus*. F á b i a n : p. 348. Liste, Fänge in Köszeg (Ungarn).
1938. *Taeniothrips atratus*. F e d o r o w : p. 251, 254. In der Krim an *Chrysanthemum*. Literatur zur Erforschung der Krim.
1939. *Taeniothrips atratus*. S t r u v e : p. 833. Auf Borkum.
1939. *Taeniothrips atratus*. P r i e s n e r : p. 120. Für Zypern nachgewiesen.
1939. *Taeniothrips atratus*. K r a t o c h v í l : p. 95. In 10 Haferparzellen werden 21 Thysanopteren gefunden, darunter auch diese Art. Ostslowakei u. Mähren. Kein Hauptschädling.

1940. *Taeniothrips atratus*. Hukkinen + Syrjänen: p. 116, 128. Schädlich an Zwergbohnen in Finnland.
1940. *Taeniothrips atratus*. Ermolajew: p. ? Unter anderen Thysanopteren an Lein gefunden. Wird von *Hauptmannia brevicollis* Ouds. befallen.
1941. *Taeniothrips atratus* (*attratulus*). Kratochvíl: p. 52, 57, 58. Kommt auch in Treibhäusern Brünns vor, nur einmal in größerer Menge an *Salvia* sp. Festgestellt in Mitteleuropa an 120 Pflanzenarten.
1941. *Taeniothrips atratus*. Doeksen: Taf. 18, Abb. 115. Flügel; Taf. 24, Abb. 151, 152. Aedeagus. Im Text nicht erwähnt.
1941. *Taeniothrips atratus*. Boder: p. 164. Abb. Kopf; p. 165. Fundorte in der Schweiz; p. 183. In der Liste für die Schweiz; p. 189—191, 193—195, 198, 200, 207, 211. Verteilung auf die untersuchten Pflanzen.
1941. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 50. Aus Mährisch Schönberg; p. 51. Aus Landsberg/Warthe.
1941. *Taeniothrips atratus*. Speyer + Parr: p. 560, 561. Nur erwähnt; p. 583. Bestimmungstabelle der Larven II; p. 584. Bestimmungstabelle der Larven I; p. 613/14. Genaue Larvenbeschreibung, Abb. Vorderende u. Hinterende (von oben u. unten) der Larve II.
1941. *Taeniothrips atratus*. Baudyš + Kratochvíl: p. 144, 147. Gallenerzeugend auf *Stellaria media* Vill. und *graminea* L. (?).
1942. *Taeniothrips atratus*. Titschack: p. 92. Futterpflanzen aus der Umgebung von Hamburg.
1942. *Taeniothrips atratus*. Kratochvíl + Farsky: p. 192. Auch auf Lärchen im Forstrevier Swinoschitz.
1942. *Taeniothrips atratus*. Hukkinen: p. 32. Schädling in Finnland; p. 37. In der Liste finnischer Thysanopteren mit Verbreitung in den Landesteilen.
- 1942 a. *Taeniothrips atratus*. Hukkinen + Hukkinen: p. 236, 242. Im Petsamogebiet nachgewiesen.
1942. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 87. Auftreten im Tageszyklus, Maximum am Nachmittag; p. 90, 91, 93, 95, 96, 99, 101. Zahlenmäßiges Erfassen der Fänge auf verschiedenen Waldwiesen; p. 126/127. Häufigkeit des Auftretens weniger vom Biotop abhängig als von der Menge der Caryophyllaceen (*Lychnis flos cuculi*)!
1943. *Taeniothrips atratus*. Dudich + Mitarbeiter: p. 17. Ungarische Fundorte.
1943. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 97. Für Litauen gemeldet.
1943. *Taeniothrips atratus*. Morison: p. 251. Auch an Flachs; p. 256. Kurzbeschreibung, 2 Generationen im Jahr in Schottland, Auftreten im Jahreszyklus, auf 202 Pflanzen festgestellt, kein wirtschaftlicher Schaden, Fundorte.
1944. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 7. Kommt durch Wärmeeinbruch auch im Herbst wieder aus dem Winterquartier.
1945. *Taeniothrips atratus*. Kloet + Hincks: p. 34. In der Liste britischer Thysanopteren, *C. britteni* Bagn. hierzu synonym.
1945. *Taeniothrips atratus*. Knechtel: p. 463—466. Beschreibung, Fundorte in Rumänien, zur ökologischen Valenz, Belege aus verschiedenen Klimaxkomplexen.
1946. *Taeniothrips atratus*. Pussard: p. 774. Zum Vergleich mit *T. simplex* herangezogen.
1947. *Taeniothrips atratus*. Sawenko: p. 23. Aus Grusinien als häufig auf verschiedenen Pflanzen gemeldet, Fundorte, Daten.
1947. *Taeniothrips atratus*. Pelikán: p. 8, 9, 11. Im torfhaltigen Fichtenwald, im Torfmoor.
- 1947/49. *Taeniothrips atratus*. Morison: p. 58. Bestimmungstabelle; p. 60. Häufig in England in Caryophyllaceen, Labiaten und Compositen; p. 116. *C. britteni* wird als synonym hierzu angeführt.

1948. *Taeniothrips atratus*. Tarbinskij: p. 146. In der Bestimmungstabelle ohne sonstige Angaben über Fundorte usw.
1948. *Taeniothrips annulatus*. Knechtel: p. 377/378. In Rumänien. 1951 in *T. atratus* umbestimmt.
1949. *Taeniothrips atratus*. Blunck: p. 382. Schädlich an Bohnen u. Saubohnen; p. 407. Bevorzugt Caryophyllaceen und Labiaten, beschädigt in Europa Bohnen, angeblich auch Flachs, auf Wiesen mit *Lychnis flos cuculi*.
1950. *Taeniothrips atratus*. Pelikán: p. 346, 349, 352. In Torfmooren von Rejviz und Skritek (Schlesien). Blütenbewohner. Tyrphotychont.
1950. *Taeniothrips atratus*. Yakhontov: p. 430. Schädling an bohnenartigen Pflanzen.
1951. *Taeniothrips atratus*. Grandi: p. 728. Aufgeführt als schädlich an Kartoffeln, Roten Rüben, Mais, Gerste.
1951. *Taeniothrips atratus*. Pelikán: p. 7, 8, 35. Fällt heranwachsende und blühende Nelken in kalten und feuchten Gegenden an; p. 29. In der Bestimmungstabelle.
1951. *Taeniothrips atratus*. Speyer: p. 56. Auch auf Blüten von Gladiolen und Nelken; p. 57. Kann nur mit *Taen. vulgat.* verwechselt werden; p. 58. Merkmale zur Abtrennung. Abb. Antenne, Pronotum, Abdomin. Segmente I—III seitlich, männliche Sternite, Flügel.
1951. *Taeniothrips atratus*. Morison: p. 7. Kann auch auf Gladiolen vorkommen.
1951. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 46. Über ganz Eurasien verbreitet, daher über Einwanderungsweg nichts zu sagen.
- 1951 a. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 157. Allen 7 vom Verf. aufgestellten Formationen eigen; p. 170. Gehört zu den ersten Arten, die sich im Harz angesiedelt haben; p. 171. Im Laubwald bei Welfenholz. Ansonsten vage Hypothesen über die nacheiszeitliche Einwanderung, wenig überzeugend, da Groß- u. Kleinbiotop vermengt werden.
1951. *Taeniothrips atratus*. Knechtel: p. 144—147. Beschreibung, rumänische Fundorte, Futterpflanzen. Der 1948 gemeldete *T. annulatus* wird jetzt dieser Art zugewiesen.
1952. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 588. Verbreitung, zufällig auf Luzerne, spärlich auf Esparsette und auf Rotklee; p. 597. Verbreitung auf Gerste u. spärlich auf Hafer; p. 602. Durch Verunkrautung in Feldkulturen.
- 1952 a. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 98/99. Beschreibung der Vorpuppe und Puppe 1 (ist schon 1929 durch Morison beschrieben!). Vergl. auch O'Neill + Bigelow.
1952. *Taeniothrips atratus*. Pelikán: p. 191. Vollständige Liste der Nachweise für die Tschechei. Faunistische dazugehörige Literatur.
1952. *Taeniothrips atratus*. Plate + Frömming: p. 107. Schädigt Caryophyllaceen und Labiaten. 1951 in Berlin an Nelken schädigend. Seit 1931 in Nordamerika auch an Gladiolen.
1952. *Taeniothrips atratus*. Eichler: p. 37. An Gladiolen in Deutschland laut Oettingen.
- 1952 b. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 27. In ganz Deutschland verbreitet, Schädling vieler Gartengewächse, besonders Blumen. Eine der beliebtesten Nährpflanze ist die Gladiole.
1954. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 142, 143. In Schweden von Schonen bis Lappland.
1954. *Taeniothrips atratus atratus*. Djadetschko: p. 66. In der Ukraina. Pflanzenfamilien, die er bevorzugt.
1955. *Taeniothrips atratus*. Oettingen: p. 76. Soll auf dem Sarmatischen Wege eingewandert sein aus ostmediterranem Refugium, paläarktisch, als „Steppenform“ angesprochen.



1956. *Taeniothrips atratus*. Pelikán : p. 65. In Bestimmungstabelle; p. 74. Blumenbesucher; p. 85. Abb. Fühler.
1956. *Taeniothrips atratus*. Titschack : p. 385. Belangloser Hinweis auf diese Art.
1956. *Taeniothrips atratus*. Weitmeier : p. 295. „Steppenform“; p. 298. Maxima des Auftretens; p. 312. Aufzählung von Futterpflanzen und nicht überzeugende Diskussion über Steppencharakter, für Franken nachgewiesen.
1957. *Taeniothrips atratus*. Titschack : p. 409. Monstrum ohne Kamm.
- 1957 a. *Taeniothrips atratus*. Titschack : p. 272. Fundorte aus Württemberg.
1957. *Taeniothrips atratus*. Morison : p. 496—98. Verbreitung: Europa u. Britisch Columbien, häufig in den meisten Gebieten Englands und Nordirlands. Hebriden. Futterpflanzen, in 478 blühenden Pflanzen gefunden, auch in Gewächshäuser eindringend u. Nelken schädigend; p. 497. Abb. Kopf, Pronotum, Fühlerende.
1957. *Taeniothrips atratus*. Melis : p. IV. Im Territorium Triest schädlich an Gladiolen.
1957. *Taeniothrips atratus*. Pelikán : p. 23. In Bestimmungstabelle.
1958. *Taeniothrips atratus*. Sawenko : p. 232. Im Kluchorskij-Gebiet (Nordkaukasus) festgestellt, genaue Fundorte, Futterpflanzen, Daten, schädlich an Bohnensorten, außerdem an Lein und Tabak.
1958. *Taeniothrips atratus*. Morison : p. 299. Im Botan. Garten von Kew (bei London), Pflanzen, Daten, Umfang der Fänge. In mehr als 200 Blütenpflanzen gefangen. (Vergl. hierzu Morison 1957.)
1958. *Taeniothrips atratus*. Knechtel : p. 691—695. Verteilung auf verschiedene Pflanzen in verschiedenen Monaten, Höhepunkte der Besiedelung. Männchen kommen in verhältnismäßig großer Anzahl vor.
1958. *Taeniothrips atratus*. Boness : p. 318. Fänge auf Luzerne, Rotklee und Weißklee, in Krautschicht und Gelbschalen nur spärlich vertreten.
1958. *Taeniothrips atratus*. Blunck : p. 102/103. Türkische Fundorte, Futterpflanzen, Daten.
1958. *Taeniothrips atratus*. Sochadse : p. 276. Fundorte in Grusinien mit Futterpflanzen und sonstigen Bemerkungen. Gladiolen sind besonders gefährdet. Tiere auf *Cichorium* weichen in der Diagnose ab! p. 285. 80 Thysanopteren-Arten in Ost-Grusinien nachgewiesen, Abweichungen von der Diagnose; p. 286. Polyphag, nur auf Kräutern; p. 288. Große tiergeographische Valenz.
1959. *Taeniothrips atratus*. Holtmann : p. 7. Im Getreide nur zu 0,1—0,2% der Fänge; p. 10. Hinweis auf Körtling.
1959. *Taeniothrips atratus*. Jenser : p. 14, 15. Beschreibung (ungarisch), Abb. Fühler und beide Flügel; p. 26. Bestimmungstabelle (Thysanopteren des Gartenbaues); p. 29, 32, 34. Bisher keine Schadmeldungen, jetzt an Nelkenkulturen.
1959. *Taeniothrips atratus*. Schober : p. 410. In Grasmonokulturen, aber verhältnismäßig spärlich.
1959. *Taeniothrips atratus*. Melis : p. 7. Von Uzel für Italien gemeldet; p. 9. Weitere Meldung für Italien; p. 12. Desgl.; p. 15. Fehlt in der Liste der italienischen Arten.
1960. *Taeniothrips atratus*. Derbenewa : p. 860. Zur Geschichte der Erforschung der Krim; p. 863. Überall häufig, Verbreitung in der UdSSR.
1960. *Taeniothrips atratus*. Knechtel : p. 109. Nachweis aus der Dobrudscha.
1960. *Taeniothrips atratus*. Bournier : p. 88. In der Blattstreu von *Quercus ilex* bei Montpellier.
1960. *Taeniothrips atratus*. Zawirska : p. 71, 72. Oft in großer Menge im Juli, zugeflogen und für den Leinanbau ohne Bedeutung, Tabelle III: Zusammenstellung der Fänge nach Stückzahl und in Prozenten. Auf allen untersuchten Feldern. Polen.
1961. *Taeniothrips atratus*. Franz + Priesner : p. 410. Verschiedene Fundorte, Futterpflanzen aus dem Nordostalpengebiet.

1961. *Taeniothrips atratus*. Tanskij: p. 786. In Nord-Kasakstan (Kustanaiskij-Gebiet) unter den Thysanopteren der Weizenfelder, wie auch auf Brach- und Rodeland registriert.
1961. *Taeniothrips atratus*. Schliephake: p. 579, 582—85, 588, 591. Über Vorkommen auf Leguminosensfeldern, besonders in der Blütezeit. Vergleich aufeinander folgender Jahre. Verhältnis der Geschlechter.
1961. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 22. Zwei weitere Fundorte aus der Türkei.
1961. *Taeniothrips atratus*. Lewis: p. 91, 93. Wird durch Weiß-Schalen in großer Menge angezogen. England.
1961. *Taeniothrips atratus*. Melis: p. 401—410. Italienische Literatur, Beschreibung, Verbreitung. Abb.: Ganzes Männchen und Weibchen, Kopf, Fühlerspitze, Pronotum, Vorder- u. Hinterflügel, Meso- u. Metathorax, alle Beine, Praemetonotum, 2. u. 6. Pleurotergit, die 3 vorderen u. 3 hinteren Abdominalsegmente, die 4 vorderen Segmente des ♂, X. u. XI. männliches Segment, männliche Geschlechtsorgane. Die gleichen Abb. wie 1936!
1962. *Taeniothrips atratus*. Franssen + Mantel: p. 98. Schädlich an *Iris* u. *Freesia*-Arten; p. 114/15. Viele holländische Fundorte mit allen notwendigen Angaben.
1962. *Taeniothrips atratus*. Wetzel: p. 54. Kann nach Oettingen u. Morison seine Entwicklung auf Gramineen durchlaufen; p. 55. Vorwiegend in Blütenständen.
- 1962 a. *Taeniothrips atratus*. Franssen + Mantel: p. 8, 9, 13. Auch unter den Flachsthripsen.
1963. *Taeniothrips atratus*. Franssen + Mantel: p. 12. Bei Amsterdam.
1963. *Taeniothrips atratus*. Boder: p. 310. Aus der Liste des Schweizer Nationalparks; p. 315. Bevorzugt untere Lagen, steigt aber bis über 3100 m hinauf. Futterpflanzen.
1963. *Taeniothrips atratus*. Wetzel: p. 430—33, 435. Überwintert als adultes Weibchen bei Leipzig in mäßig feuchten und trockenen Biotopen, am Waldrand, in Hecken, an Wegrändern, am Boden.
1964. *Taeniothrips atratus*. Mantel: p. 26. Aus Süd-Limburg gemeldet.
1964. *Taeniothrips atratus*. Yakhontov: p. 865. In der Bestimmungstabelle der Thysanopteren der europäischen UdSSR.
1964. *Taeniothrips atratus*. Strassen: p. 57, 58, 61, 63. Aus verschiedenen Mooren Estlands.
1964. *Taeniothrips atratus*. Schliephake: p. 157. Aus dem Darß gemeldet.
1964. *Taeniothrips atratus*. Franssen + Mantel: p. 14. Schädlich an *Iris* und *Freesia*; p. 33. In der Liste als polyphager Blumenschädling.
1964. *Taeniothrips atratus*. Priesner: p. 75. In Bestimmungstabelle der Weibchen; p. 80. In Bestimmungstabelle der Männchen; p. 81. Abb. V. männl. Sternit; p. 126. In Bestimmungstabelle der Larven.
1964. *Taeniothrips atratus*. Pelikán: p. 252. Zwei Funde aus Albanien.
1964. *Taeniothrips atratus*. Wetzel: p. 91. Gehört zu den Schädigern der Grassamenkulturen; p. 93. Besiedelt die Blütenstände; p. 94. Geschlechtsverhältnis ♀ : ♂ = 5,6 : 1. Bestätigung der Ergebnisse von Hukkinen u. Morison; p. 95. Zweigeschlechtliche Fortpflanzung in Mitteleuropa; p. 99. Bevorzugt Caryophyllaceen, befällt aber auch Gramineen, Erscheinungsmonate; p. 101. Dreipipfliger Jahresablauf, Frühjahrsmaximum nicht ausgeprägt, dann folgen 2 weitere Maxima; p. 102. Bewohner der Blütenstände.
- 1964 a. *Taeniothrips atratus*. Wetzel: p. 431. Gräserthrips, Entwicklung auf Gramineen; p. 434, 441, 454, 459, 460. Verhalten auf den verschiedenen untersuchten Gräsern; p. 468. Bedeutsam ist nur das Auftreten auf *Lolium perenne*; p. 493, 494. Gehört zu den Gräserthripsen und bewohnt Blütenstände.
1964. *Taeniothrips atratus*. O'Neill + Bigelow: p. 1219. In Kanada, Britsch Kolumbien, Ontario; p. 1222. Flügelbeborstung; p. 1226/28. In der Bestimmungs-

tabelle kanadischer Gattungsvertreter; p. 1237. Beschreibungen. Beschreibung der Vorpuppe u. Puppe durch O e t t i n g e n 1952 bezieht sich wohl auf *T. simplex*, Nelkenthrips, Schäden in England, Verbreitung. Abb.: Flügel, Tergite VII—X, Kopf+Pronotum, weibl. Sternite VI—VII, männl. Sternite III—X, Fühler.

*Taeniothrips atratus* ist ein ausgesprochener Blumenbesucher, der zwar Caryophyllaceen, Labiaten und Compositen bevorzugen soll, aber bei seinem großen Expansionsdrange wohl an den meisten blühenden Gewächsen gefunden werden kann. Wenigstens kennt M o r i s o n (1957) ihn in Schottland an mehr als 478 Pflanzenarten. Die Zuordnung an irgendein Biotop oder eine Charakterisierung z. B. als Steppenform geht am Wesentlichen vorbei: Steht eine beliebte Futterpflanze wie *Lychnis flos cuculi* zur Verfügung, so wird diese reichlich angegangen, gleichgültig ob sie auf sehr trockenem oder sehr nassem Gelände wächst. Ein anscheinend starker Trieb zur Ausbreitung führt *Taeniothrips atratus* auch auf blumenlose Kulturböden, ins Getreide, auf Wiesen, auf Luzerne- und Leinfelder.

Die überwinterten Weibchen befallen alles, was im ersten Frühling zur Verfügung steht, und gelangen z. B. auch auf Gramineen zur Fortpflanzung; hier wird auch eine 2. (Sommer- oder Juni/Juli-) Generation beobachtet, wobei ich durchaus nicht sicher bin, ob diese nur auf die Nachkommen der überwinterten Weibchen zurückgeht oder sich durch Einwanderung von benachbarten Beständen blühender Pflanzen erklären läßt. Die befruchteten Weibchen der 3. (Herbst-) Generation verziehen sich dann — in Mitteldeutschland im September/Oktobre — in die Winterquartiere.

**Verbreitung.** Schweden von Schonen bis Lappland, auch in Finnland bis zum Petsamo-Gebiet. (Aus Norwegen noch nicht gemeldet.) Estland, Litauen, Lettland, Dänemark, ganz Deutschland von Ostpreußen bis zu den Friesischen Inseln, alle Teile Österreichs, Schweiz (bis 3100 m aufsteigend), Frankreich bis zur Mittelmeerküste, Holland, (aus Belgien liegen keine Fundmeldungen vor), England mit Schottland und den Hebriden, Irland. Ganz Italien (Rovereto im Trentin, Monguelfo, Pietrasanta, Florenz, Portici bei Neapel, Catania, Caltanissetta, Palermo). Aus Spanien kenne ich nur 1 Weibchen, das ich an *Silene italica* L. am 20. 6. 1963 auf dem Montserrat (San Miguel, 970 m) erbeutete; aus dem übrigen Spanien, von wo ich mit 9496 Thysanopteren heimkehrte, nicht bekannt; auch C a ñ i z o führt *T. atratus* in seinem Verzeichnis nicht auf; er fehlt auch in meiner großen Ausbeute von den Kanarischen Inseln, wo alles Blühende besammelt wurde. Dalmatinische Küstenländer von Triest bis Albanien und Korfu (von dieser Insel noch nicht veröffentlichte Funde von Dr. M. B o n e ß), Serbien, Zypern, Türkei östlich bis etwa zur Linie Bilecik, Eskisehir, Sultandagh, auch in Samsun. Tschechoslowakei, Polen, Ungarn, Rumänien, Sowjetunion (Kola-Halbinsel, Gebiete von Leningrad, Nowgorod, Smolensk, Moskau, Tschernigow, Kiew, Krim, Transkaukasien, Stawropol, Kasakstan, Grusinien, Ural [Jekaterinenburg = Swerdlowsk], Tas-Fluß, Jenissei-Gebiet [Minussinsk-Bezirk, Abakan], Irkutsk). Ob die Art bis zum Stillen Ozean gelangt ist, wissen wir nicht, wenigstens vermissem ich sie in den japanischen Verzeichnissen. — In Nord-

amerika in Kanada (Britisch Kolumbien und Ontario), in den USA Washington, New England, New York, wobei hier an Einschleppungen gedacht werden muß.<sup>10)</sup> Von einer holarktischen Verbreitung darf man also erst sprechen, wenn die gegenwärtige faunistische Lücke in Ostasien und Kanada besser erforscht ist. Aus Nordafrika liegen keine Fundmeldungen vor.

Nicht übergehen möchte ich schließlich eine Bemerkung von Sochadse, daß seine grusinischen *T. atratus adustus* von *Cichorium* sp. beträchtlich von der Diagnose dieser Art abweichen (p. 276). Doch scheint sich diese Angabe laut p. 285 vor allem auf Besonderheiten der Färbung verschiedener Körperregionen zu beziehen. Da aber der Verfasser gleichzeitig noch an der *f. adusta* festhält, dürften sich hinter dieser Mitteilung keine künftigen Überraschungen verstecken.

### ***Taeniothrips atratus* (Haliday) forma *longicornis* Priesner**

- 1926/28. *Taeniothrips atratus* f. *longicornis*. Priesner: p. 305. Form und Maße der Fühlerglieder. Fundorte. Taf. 4, Abb. 66: 2.—4. Fühlerglied.  
 1956. *Taeniothrips atratus* f. *longicornis*. Titschack: p. 385, 387. Vergleich mit *T. hildeae*.  
 1961. *Taeniothrips atratus* var. *longicornis*. Franz-Priesner: p. 410. Fundort. Ein Weibchen aus den Kalkhochalpen.  
 1964. *Taeniothrips atratus* f. *longicornis*. Yakhontov: p. 847. Abb. des 2.—4. Fühlergliedes, wohl in Anlehnung an Priesner; das Chitinloch des 3. Fühlergliedes, aus dem das Gabeltrichom entspringt, wird als „schuppenförmiges Trichom“ bezeichnet. Sonst nicht im Text erwähnt, auch nicht p. 865 in der Bestimmungstabelle.

Die Form wurde zusammen mit normalen *T. atratus* von C. B. Williams in Domodossola („Campion“, Juni 1914) gefunden und von H. Priesner 1926 in der 2. Lieferung seines Werkes „Die Thysanopteren Europas“ beschrieben: 3. und 4. Fühlerglied stark geschnürt, das 3. deutlich vasenförmig, Stylus länger und schlanker als bei *T. atratus*; 3. Fühlerglied 80 µ, 4. Fühlerglied 71 µ, 6. Fühlerglied 69 µ, 7. Fühlerglied 12 µ, 8. Fühlerglied 18 µ. Vergleicht man diese Angaben mit meiner Tabelle 3, so sind die Abweichungen sehr beträchtlich.

Seit der Beschreibung findet sich zu dieser Form in der Literatur nichts wesentlich Neues. Die Erwähnung bei Franz-Priesner 1961 beruht auf einer Bestimmungssendung vom Jahre 1941. In Priesners Zusammenstellung vom Jahre 1964 fehlt die forma *longicornis*. H. Priesner schreibt mir dazu auf eine Anfrage: „Ich betrachte diese Form, da mit anderen in einer Serie befindlich, als in den Variationskreis gehörig, um so mehr, als neuere Autoren alle Aberrationen als ‚negligible‘ betrachten ...“ Belegstücke sind in der Sammlung H. Priesner nicht mehr vorhanden, auch nicht die „aus Österreich“ (1926/28, p. 305). Er schickte mir liebenswürdigerweise aus der typischen Serie von Domodossola (Coll. by C. B. Wil-

<sup>10)</sup> *Thrips tabaci* wurde mit Blumen auf dem Luftschiff „Graf Zeppelin“ von Europa nach Amerika verschleppt. (Blunck 1949)!

Williams Nr. 442, sonst wie in seinem Buche bezeichnet) ein Männchen und ein Weibchen. Das von der Scheiblegger-Hochalm 1961 erwähnte Stück ist weder bei H. Priesner noch bei H. Franz auffindbar. — Das US. National Museum in Washington dagegen besitzt 14 Präparate aus der Domodossola-Serie, von denen 2 durch Hood als „*Taeniothrips atratus* var. *longicornis* Priesner. Paratype.“ bezettelt sind. Ich danke Fräulein Kellie O'Neill, daß sie mir von diesem Material, das die gleichen Fundortsetiketten trägt, wie die beiden Stücke von H. Priesner, 4 ♀ und 2 ♂ zum Studium auslieh. Artnamen fehlen auf den Präparaten, nur ein Weibchen war — nicht vom Autor H. Priesner, wahrscheinlich aber von J. D. Hood — als Paratype des *T. atratus* (Haliday) var. *longicornis* Priesner ausgezeichnet. So konnte ich zu dieser Form 5 ♀ und 3 ♂ nachuntersuchen. 4 Weibchen sind ohne Zweifel klare Vertreter von *T. atratus*, in der Färbung, was nach 50 Jahren nicht wundert, zwar etwas heller als frische Stücke, aber sonst im Bau der Fühler und in allen übrigen Merkmalen nicht von der ursprünglichen Haliday'schen Art abweichend. Vor allem zeigen sie nichts von dem, was für die Varietät *longicornis* angeführt wird, weder besonders stark geschnürte noch überlange Fühlerglieder. Die Fühlerglieder 3 bis 8 weisen folgende Durchschnittslängen auf: 65,4 µ, 61,3 µ, 46,0 µ, 60,8 µ, 9,6 µ, 13,0 µ. Die Übereinstimmung mit meiner Tabelle 3 kann nicht besser sein.

Auch die untersuchten und ausgemessenen 3 ♂ gaben keine Veranlassung, an eine besondere Varietät zu denken. Sie zeichnen sich durch helle 3. Fühlerglieder aus, und ich betrachte sie als *T. montanus*. Für solch eine Determination spricht auch die genaue Analyse der Messungen und ihr Vergleich mit den Werten der Tabellen.<sup>11)</sup>

Mehr Schwierigkeiten machte das als Paratype bezeichnete Weibchen. Es hat eine auffallende, sehr starke Schnürung des 3. und 4. Fühlergliedes, die kaum der von *T. linariae* oder *T. hildeae* nachsteht. Die Fühlerglieder sind aber bei weitem nicht so lang, wie sie H. Priesner für die (verlorene?) Type p. 305 angibt: 3. Glied 71,4/66,6 µ, 4. Glied 68,5/67,6 µ, 6. Glied 65,2/63,8 µ; auch der Stylus ist viel kürzer. — Einfach an eine Monstrosität zu denken, wäre zu billig. Ich habe das Tier mit *T. linariae* und *T. hildeae* verglichen. Es ist viel größer, besitzt mehr Borsten auf allen Adern des Vorderflügels, längere Lateralborsten auf dem Pronotum, längere Borsten auf dem Tergum VIII, mehr akzessorische Borsten auf den Abdominalsterniten, auch die äußeren Borsten auf dem VIII. Tergit stehen weiter auseinander. Dagegen sind die Bo 1 und Bo 2 des IX. Segmentes kürzer. Daß es sich abgesehen hiervon nicht um *T. linariae* handeln kann, zeigt schließlich und entscheidend der vollständige, in der Mitte nicht unterbrochene Kamm mit gut ausgebildeten, schlanken, 9,5—14,3 µ langen Zähnen. Daß auch *T. hildeae* nicht in Betracht kommt, ersieht man aus den kurzen Borsten auf dem Pronotumvorderrand und an dem Kamm mit nur 25 Zähnen.

Mehr läßt sich zu diesem Einzeltier nicht sagen, so lange wir über die

<sup>11)</sup> Als Besonderheit besitzt ein ♂ auf dem VIII. Sternit ein kleines Drüsenfeld von  $10,9 \times 5,2 \mu$ !

Variation von *T. linariae* und *T. hildeae* noch wenig wissen. Eine endgültige Deutung muß vertagt werden, bis neues Untersuchungsmaterial vorliegt.

Was ich selbst an *T. atratus* aus Spanien und von der Dalmatinischen Küste besitze, deutet in keiner Weise auf Fühlerglied-Verlängerungen im Mediterraneum hin, neigt vielmehr dazu, um meine diesbezüglichen Minimumwerte zu pendeln.

### *Taeniothrips gladiolicola* Pussard

1946. *Taeniothrips gladiolicola*. Pussard: p. 774. Die französischen Gladiolenthripse unterscheiden sich von den in Amerika beschriebenen und gehören einer nov. spec. an.
1956. *Taeniothrips simplex*. Bournier: p. 270. Vergleich eigener Messungen mit denen von Pussard: keine eigene Art, höchstens eine europäische Form von *T. simplex*.

1946 teilte Pussard mit, daß die von ihm untersuchten französischen Gladiolenthripse sich in 2 Punkten von den *T. gladioli* Moulton + Steinweden (= *T. simplex* Morison) aus Kanada und den USA unterscheiden: Im Gegensatz zu den amerikanischen Tieren mit 3+4 basalen Borsten auf der Vorderflügelhauptader besäßen seine Stücke 4+4 derartige Borsten und hätten außerdem kürzere Haare auf dem IX. Abdominalsegment. Die neue Art erhielt „provisoirement“ den Namen *Taeniothrips gladiolicola*.

Schon A. Bournier konnte 1956 das erste Argument ausräumen, indem er nachwies, daß auch seine französische Population in 13% der Fälle 4+3 basale Hauptaderborsten trägt. Ich würde noch hinzufügen, daß ein Streit um eine Borste unsinnig sei, solange man nicht weiß, wie frühere Autoren gezählt haben und wie dieses Merkmal an und für sich variiert.

Für das IX. Segment dagegen blieb es bei widersprechenden Angaben. Sehen wir davon ab, daß bei Bournier, in seiner kleinen Tabelle p. 270, verschiedene Zahlen durcheinander gekommen sind, so zeigt sich, daß Pussard für die **äußere** Borste zwar kleine Werte angibt, aber diese doch — bei dem Zahlenmaterial, das ich zusammentragen konnte — fast an die Minima anderer Autoren anschließen. — Bei den **inneren** Borsten des IX. Segmentes scheinen die Verhältnisse anders zu liegen. Hier stellen Moulton + Steinweden eine Borstenlänge von 160  $\mu$  fest, die weit über alle übrigen Maxima hinausragt und tatsächlich im Gegensatz zu der Angabe von Pussard mit 68—77  $\mu$  steht. Aber eine Diskrepanz existiert trotzdem gar nicht: Zwischen Pussard auf der einen Seite und Moulton + Steinweden auf der anderen schieben sich vermittelnd die Messungen von Steele, mir und Bournier, und wir sehen heute keinen Trenngraben mehr, sondern nur eine, wenn auch sehr große, Variation vor uns. Auf solch ein schwankendes Merkmal hin aber eine neue Art zu errichten, dürfte kaum statthaft sein, und wir verstehen, wenn Bournier im höchsten Falle für eine europäische Form plädiert. Ich glaube auch daran nicht und betrachte *T. gladiolicola* Puss. als reines Synonym von *T. simplex*. Vermutlich hat Pussard daran gedacht, daß das Heimatland des *T. simplex* uns nicht nur diese Art,

sondern auch weitere bei aufeinander folgenden Einschleppungen bescherte; eine solche Annahme müßte aber auf einwandfreier taxonomischer Grundlage beruhen, was bei *T. gladiolicola* nicht der Fall ist.

### ***Taeniothrips hildeae* Titschack**

1956. *Taeniothrips hildeae*. Titschack: p. 385—392. Vergleich mit anderen Arten, Beschreibung, Fundort, Datum usw. Abb. Kopf, Fühler, Pronotum, Flügel, Tergite, Sternite, Hinterende.
1964. *Taeniothrips hildeae*. Priesner: p. 74/75. In der Bestimmungstabelle.

### ***Taeniothrips linariae* Priesner**

- 1926—1928. *Taeniothrips linariae*. Priesner: p. 472. In der Bestimmungstabelle der Larven; p. 718, 719. Beschreibung der Weibchen, Männchen und Larven II. Fundort.
1928. *Taeniothrips linariae*. Priesner: p. 64. Nur in der Liste ungarischer Thysanopteren. Simontornya (Ungarn).
1951. *Taeniothrips linariae*. Pelikán: p. 30. Nur in der Bestimmungstabelle der tschechoslowakischen *Taeniothrips*-Arten, aus Südmähren (Paulshöhen = Pavlovský vrchy).
- 1951 a. *Taeniothrips linariae*. Pelikán: p. 159. In Südmähren (Pavlovský vrchy) 28. 5. 1950, gekätschert, 1 Weibchen.
1952. *Taeniothrips linariae*. Pelikán: p. 191. Aufgeführt in der Liste tschechoslowakischer Thysanopteren, ohne weitere Angaben.
1956. *Taeniothrips linarius*. Titschack: p. 385. Verdruckt, soll heißen *T. linariae*; belangloser Hinweis beim Vergleich mit einer anderen Art.
1957. *Taeniothrips linariae*. Pelikán: p. 23. Aufgeführt in der Bestimmungstabelle tschechoslowakischer Thysanopteren. In Steppengebieten.
1964. *Taeniothrips linariae*. Priesner: p. 74. Bestimmungstabelle der weiblichen *Taeniothrips*. Aus Ungarn, Mähren von *Linaria vulgaris*; p. 80. In der Bestimmungstabelle der männlichen *Taeniothrips*; p. 126. In der Bestimmungstabelle der Larven.
1964. *Taeniothrips linariae*. Franssen + Mantel: p. 33. In der Liste holländischer Thysanopteren.

Diese Art wurde von Pillich in Simontornya auf *Linaria vulgaris* Mill. gesammelt, von H. Priesner als neu erkannt und beschrieben. Wie die Literaturübersicht zeigt, sind bis jetzt nur aus 2 Ländern weitere Fundmeldungen dazugekommen. Auf briefliche Anfrage teilt mir J. Pelikán mit, daß er nur noch ein Weibchen in Hodonín am 22. 5. 63 an einem sonnigen, trockenen Waldrand kätscherte, die Bestimmung aber nicht ganz eindeutig ist. Dagegen hat W. P. Mantel, ebenfalls nach brieflicher Mitteilung, in der Provinz Limburg (Holland) an *Linaria vulgaris* am 4. 8. 58, 1. 9. 58 und 14. 8. 1961 2 Männchen und 11 Weibchen von *T. linariae* gefangen. H. Priesner sah 2 Weibchen davon; ich erhielt (nach Abschluß dieser Arbeit) 1 ♂ und 2 ♀, die ich ausgemessen habe und ohne Bedenken dieser Art zurechne; die Tiere wiesen eine sehr starke Schnürung des 3. und 4. Fühlergliedes auf. — Die Futterpflanze findet sich weit über Europa verbreitet. Ich untersuchte sie um Hamburg und in der Lüneburger Heide, —

Genaueres kann ich zur Thysanopteren-Besetzung nicht sagen, da meine Unterlagen 1943 durch Kriegseinwirkungen verbrannten — H. Priesner beutelte große Mengen bei Linz ein, ohne daß in beiden Fällen ein Nachweis des *T. linariae* gelang. Die mikroklimatischen Umstände müssen demnach wohl von entscheidender Bedeutung sein. Vielleicht wird sich eine geschlossene Verbreitung über ganz Europa ergeben, wenn man sich durch negative Erstfeststellungen an *Linaria vulgaris* nicht entmutigen läßt, sondern verschiedene Standorte dieser Pflanze immer wieder überprüft.

**Verbreitung.** Ungarn (Simontornya), Tschechoslowakei (Pavlovský vrchy und Hodonín), Holland, Prov. Limburg (Heel, Panheel, Nunhem).

**Futterpflanze.** *Linaria vulgaris* Mill. Diese ist weit verbreitet. Aus Nord-europa kennt man sie z. B. aus Skandinavien, Lappland, doch fehlt sie im äußersten Norden. In Mitteleuropa überall vertreten, aus Südeuropa finde ich sie aus Italien und den verschiedensten Gebieten der Balkanhalbinsel erwähnt. In Afrika im Atlas. In Kleinasien dringt sie anscheinend nur wenig vor; in Syrien, Palästina und im Irak noch nicht festgestellt, auch nicht auf den Ägäischen Inseln. In Osteuropa bekannt aus Rumänien, Bessarabien, vom Ladogasee, Ilmensee, vom oberen und mittleren Dnjepr, von der oberen Wolga, vom Dongebiet, Krim, Kaukasus. Auch in Westsibirien nachgewiesen (Altai, Tobolsker Gebiet), dagegen in Ostsibirien (Ussurigebiet) nur eingeschleppt.

### *Taeniothrips montanus* Priesner

- 1921. *Physothrips atratus* var. Priesner: p. 28. „mit hellem 3. Fühlerglied“, Tirol, einige Weibchen in Blüten von *Trifolium pratense*.
- 1920. *Taeniothrips atratus* var. *montanus* (nov.). Priesner: p. 55. Kennzeichnung der Varietät. Fundorte aus Oberösterreich.
- 1923. *Taeniothrips atr.* var. *montanus*. Knechtel: p. 139/140. Auch aus Rumänien (Fundorte und Futterpflanzen).
- 1925. *Taeniothr. atr.* var. *montanus*. Priesner: p. 148. Bloße Namensnennung im Katalog, Verbreitung Österreich u. Rumänien.
- 1926/28. *Taeniothr. atr.* var. *montanus*. Priesner: p. 275. In der Bestimmungstabelle der Gattung; p. 305. Unterschiede zu der Hauptform; p. 307. In der Ebene nur einzeln, im Gebirge häufiger (bis 2000 m).
- 1927. *Taeniothr. atr.* var. *montanus*. Priesner: p. VIII, 10. Kurz in der Bestimmungstabelle erwähnt (3. Fühlerglied gelb).
- 1927. *Taeniothr. atr. f. montanus*. John: p. 83. „Bei der *f. montanus* Pr. 3. Fühlerglied gelb.“
- 1928. *Taeniothr. atr. f. montana*. Priesner: p. 181. Zwei ♀ an 2 Fundorten in Kärnten.
- 1928. *Physothrips montanus*. Bagnall: p. 98. Merkmale, 1 ♀, 1 ♂ in England (Lancashire).
- 1928. *Taeniothrips atratus montanus*. John: p. 40. Nur in der Bestimmungstabelle mit den üblichen Merkmalen.
- 1931. *Taeniothr. atratus* var. *montana*. Maltbaek: p. 371. Auf Fanø, Dänemark, auf *Rhinanthus* festgestellt.
- 1932. *Taeniothr. atrat.* var. *montana*. Maltbaek: p. 70. In der Bestimmungstabelle der Gattung; p. 73. Besonderheiten der Varietät, Fanø auf *Rhinanthus*.



1935. *Physothrips montanus*. Bagnall + John: p. 319. In Frankreich (Ariège und Pyrénées-Orientales) nachgewiesen. Nähere Fundorte nicht angegeben.
1937. *Taeniothr. atr.* var. *montana*. Knechtel: p. 18, 21, 25, 26, 29, 31, 33, 35, 36, 37, 80. Verteilung der Art auf verschiedene Biotope und Pflanzen, kommt nur im alpinen und montanen Gebiete vor.
1939. *Taeniothrips montanus*. Hukkinen + Syrjänen: p. 33. Neu für Finnland; p. 38. Näheres zum Fundort, doch wohl gute Art.
1941. *Taeniothr. atr.* var. *montanus*. Boder: p. 165. Im Gebirge häufiger als in der Ebene, versch. Pflanzen, schädlich an Nelken in einer Gärtnerei. Alles bei Basel. p. 185, 188, 190, 193, 194. Die befallenen Pflanzen; p. 200. In der Rasenschicht der Mähwiesen; p. 204. An Stauden und Kräutern des Waldes; p. 206. 1 ♀ auf Coniferen; p. 211. Außerdem auf Blättern im Walde.
1942. *Taeniothrips montanus*. Hukkinen: p. 37. Verzeichnis der aus Finnland bekannt gewordenen Thysanopteren, aus Etelä-Häme (*Tavastia australis*).
1942. *Taeniothrips atr.* var. *montanus*. Oettingen: p. 127. Kennt dieses Tier bisher nur aus Liegnitz (Schlesien), zahlreiche Übergangsformen zu *T. atratus*.
1945. *Taeniothrips montanus*. Kloet + Hincks: p. 34. In der Liste britischer Thysanopteren, ohne irgendwelche Angaben.
1945. *Taeniothr. atr.* f. (var.) *montana*. Knechtel: p. 464. Merkmale, Fundorte in Rumänien; p. 466. Fast ausschließlich in höher gelegenen Gebieten, aber bis an die untere Grenze des Buchenwaldes.
1946. *Taeniothr. atr. montanus*. Pussard: p. 774. Ähnlich dem *T. simplex*. Kommt auch auf Gladiolen vor.
1947. *Taeniothr. atratus atratus*. Sawenko: p. 23. „Bei einem Exemplar vom Lago-dechskij Schutzgebiet 3. Fühlerglied gelb und 7 Distalborsten.“ Also wohl *T. montanus*. Aus Grusinien.
- 1947/49. *Taeniothrips montanus*. Morison: p. 58. In der Gattungsbestimmungstabelle; p. 60. Durch Bagnall für England nachgewiesen; p. 116. Als selbständige Art aufgeführt.
1949. *Taeniothr. atr.* var. *montanus*. Blunck: p. 407. In Deutschland an Gladiolen.
1951. *Taeniothrips montanus*. Pelikán: p. 30. In der Bestimmungstabelle der Gattung mit Merkmalen, 2 mährische Fundorte, vereinzelt, subalpines Gebirgstier.
1951. *Taeniothrips montanus*. Knechtel: p. 133. Bestimmungstabelle der Gattung; p. 147/48. Fundorte, Futterpflanzen.
1952. *Taeniothrips montanus*. Pelikán: p. 191. In der Liste tschechoslowakischer Thysanopteren, Jeseníky, Beskiden, Hohe Tatra.
1952. *Taeniothrips montanus*. Eichler: p. 37. Schädling an Gladiolen laut Oettingen.
1954. *Taeniothr. atr. montanus*. Djadetschko: p. 66. In der Ukraina. Pflanzenfamilien, die er bevorzugt.
1956. *Taeniothrips montanus*. Titschack: p. 385. Belangloser Hinweis auf diese Art, Abb.: 3. und 4. Fühlerglied.
1957. *Taeniothrips montanus*. Pelikán: p. 23. In der Bestimmungstabelle der tschechoslowakischen Thysanopteren, in höheren Lagen.
1958. *Taeniothrips montanus*. Sochadse: p. 276. Neu für Grusinien und Transkaukasien, nicht in niederen Zonen; p. 286. Nur an Krautpflanzen; p. 288. In der subalpinen Zone. (*Taen. atr. montanus*.)
1958. *Taeniothrips montanus*. Knechtel: p. 691—693. Befallene (untersuchte) Pflanzen in Rumänien; p. 694. In größerer Zahl gefangen.
1960. *Taeniothrips montanus*. Derbenewa: p. 863. In Nikitinskaja Jaila (Staatl. Schutzgebiet auf der Krim) festgestellt, Futterpflanze.
1961. *Taeniothrips montanus*. Franz + Priesner: p. 411. Verschiedene Fundorte in den Nordostalpen, Blütenbewohner, bis 2000 m aufsteigend.

1963. *Taeniothr. atr. var. montanus*. Boder: p. 315. Aus dem Schweizer Nationalpark, Blütenbewohner, in den unteren Lagen zurücktretend, in oberen Lagen wird einzig nur die Varietät gefunden, Pflanzen zusammen mit der Hauptart aufgeführt, daher nicht auswertbar; p. 323. Aus 100 *Myosotis-alpestris*-Pflanzen bei 2300 m (alpine Zone) nur 1 ♂!
1964. *Taeniothr. atr. var. montanus*. Yakhontov: p. 865. Bestimmungstabelle für die europäische UdSSR, „im Süden, Berge und Vorgebirge“.
1964. *Taeniothrips montanus*. Pelikán: p. 252. Liste für Albanien, Erstmeldung; p. 257/58. Fundort in Albanien.
1964. *Taeniothrips montanus*. Wetzell: p. 432. Nur auf *Alopecurus*- und *Lolium*-Grassamenkulturen festgestellt.
1964. *Taeniothrips montanus*. Priesner: p. 75. In der Bestimmungstabelle der Weibchen; p. 80. In der Bestimmungstabelle der Männchen.

Von folgenden Pflanzen wurde *T. montanus* bis jetzt gesammelt:

Pinaceae: *Larix decidua* Miller.

Gramineae: *Alopecurus pratensis* L., *Lolium perenne* L.

Liliaceae: *Colchicum autumnale* L., *C. umbrosum* Stev., *Allium* spec.

Iridaceae: *Gladiolus* spec.

Cupuliferae: *Fagus silvatica* L.

Caryophyllaceae: *Silene inflata* Smith, *Cerastium alpinum* L., *C. purpurascens* Adam.

Ranunculaceae: *Helleborus foetidus* L., *Ranunculus* spec.

Leguminosae: \* *Melilotus officinalis* L., *Trifolium pratense* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Coronilla* spec.

Geraniaceae: \* *Geranium phaeum* L.

Aceraceae: *Acer campestre* L.

Hypericaceae: *Hypericum perforatum* L.

Gentianaceae: *Gentiana ciliata* L.

Borraginaceae: *Pulmonaria officinalis* L., *Myosotis alpestris* Schmidt.

Labiatae: *Thymus chamaedrys* Fr., *Thymus* sp., *Ziziphora puschkinii* Adam.

Scrofulariaceae: *Verbascum thapsus* L., *V. lynchitis* L., *V.* spec., \* *Alectorolophus* spec. (*Rhinanthus* spec.).

Dipsacaceae: *Scabiosa ochroleuca* L.

Campanulaceae: *Campanula scheuchzeri* Vil.

Compositae: *Anthemis tinctoria* L., *A. fussii* Gris., *Chrysanthemum leucanthemum* L., *Centaurea mollis* W. u. K., *Centaurea* spec., *Hieracium* spec.

Soweit die Tiere in größerer Anzahl auftraten, ist den Pflanzennamen ein \* vorgeetzt.

Schädlich an Nelkenkulturen in einer Schweizer Gärtnerei.

Wie *Taeniothrips atratus* Blumenbewohner, wobei die verschiedenartigsten Pflanzenfamilien gewählt werden, ohne daß eine bestimmte bevorzugt wird. Immerhin würde ich empfehlen, bei weiteren planmäßigen Nachforschungen besonders auf Nelkengewächse und den Klappertopf zu achten.

Systematisch zweifellos dem *Taeniothrips atratus* sehr nahestehend und daher von vielen Autoren nicht als eigene selbständige Art, sondern nur als Varietät des ersteren angesehen.

Gemeldet aus: Frankreich (Ariège und Pyrénées-Orientales), Schweiz (Nationalpark, Basel), Oberösterreich und österreichische Alpenländer mit Tirol, Kärnten usw., Tschechoslowakei (Jeseníky, Beskiden, Hohe Tatra), Rumänien (vorwiegend Karpaten, ausdrücklich als alpin und montan bezeichnet). — Abgesehen von diesem zusammenhängenden Gebirgskomplex

im Mediterraneum nur aus Albanien (2 ♀♀ aus Bizë) und im Gebiet der UdSSR aus der Krim, Ukraina, Grusinien, Transkaukasien. — Außerdem sind noch Funde aus Finnland (1 ♀), England (1 ♂, 1 ♀), Dänemark (Fanø, 1 ♂, 9 ♀♀) und Deutschland (Leipzig, Liegnitz/Schlesien teste Oettingen, Scharbeutz bei Hamburg, Rostock/Mecklenburg) bekannt geworden.

Das Verbreitungsbild, ein kleiner Ausschnitt aus dem des *T. atratus*, zeigt eine klare Vorliebe für höhere Lagen, also Vorgebirge und Gebirge, wo *T. montanus* nach Boder den *T. atratus* immer mehr ersetzt, je höher man (in der Schweiz) aufsteigt. Dem gegenüber stehen die Fänge aus dem Flachlande, weit entfernt von irgendwelchen nennenswerten Bodenerhebungen und daher schwerlich auf Expansionsstößen beruhend. Möglicherweise haben solche auf Grund der Fühlerfärbung — die Anzahl der distalen Vorderflügelborsten ist nicht ausschlaggebend, wie meine entsprechenden Tabellen zeigen — dem *Taeniothrips montanus* zugeschriebenen Stücke nichts mit dieser Art zu tun, sondern sind nur Färbungsmonstrositäten oder Sprungmutationen. Das würde erklären, warum aus einem so gut durchforschten und stark besammelten Lande wie Finnland und England nur einige Individuen vorliegen. Ich möchte in diesem Zusammenhange an die 7fühlergliedrigen *Haplothrips aculeatus* erinnern, die ich und Schliephake veröffentlichten.<sup>12)</sup> Die beiden Weibchen, zusammen einem Fachmann unterbreitet, hätten früher wahrscheinlich zu einer Neubeschreibung verleitet.

### ***Taeniothrips simplex* Morison**

Diese Art wird nur als Anhang behandelt, und der im folgenden gebrachte Schrifttumskatalog erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Haben wir es doch mit einem Blasenfuß zu tun, der erst seit kaum 3 Jahrzehnten nach Europa verschleppt wurde, dessen Verbreitung keinen tiergeographischen Gesetzmäßigkeiten unterliegt, sondern auf Zufälligkeiten des Welt Handels beruht. Bodenständig kann *Taeniothrips simplex* außerdem bei uns nicht werden, da schon geringe Winterfröste alle Entwicklungsstadien zum Absterben bringen. Sein plötzliches explosionsartiges Auftreten, seine Bekämpfung führten zu einer solchen Flut von Veröffentlichungen, daß die Aufzählung der erschienenen Schriften darüber den Rahmen meiner Abhandlung sprengt. Allein Blunck zitiert für 19 Jahre nach der Beschreibung 64 Publikationen! Es muß der angewandten Entomologie überlassen bleiben, hier eine lückenlose Literaturübersicht zu schaffen. Ich begnüge mich, vor allem Arbeiten zu nennen, die über systematisch-faunistische Verhältnisse Aufschluß geben, und bin überzeugt, daß schon dieses Verzeichnis jeden auf das Wichtigste, sei es ökologische, sei es bibliographische, hinweist.

1930. *Physothrips simplex*. Morison: p. 12/13. Neubeschreibung nach 5 ♀♀ aus Südastralien. Unterschiede gegenüber *T. atratus*.

1931. *Taeniothrips gladioli*. Moulton + Steinweden: p. 20/21. Beschreibung, auch der ♂♂. Abb. des männl. Hinterendes, Unterschiede gegenüber *T. atratus*. Ontario, Kanada.

<sup>12)</sup> *Bombus* 2 (23): 91, 1961, und *Bombus* 2 (37): 147, 1964.

1933. *Taeniothrips gladioli*. Steinweden: p. 270. Schädlich auf Gladiolen und verwandten Pflanzen. Verbreitung; p. 289. In der Bestimmungstabelle der *Taeniothrips* der Welt; Abb. Tafel XIX, 7 Fühler (unbrauchbar).
1934. *Taeniothrips gladioli*. Herr: p. 1—64. Ausführliche monographische Studie, wenig Morphologisches, ökologisch, Schäden, Bekämpfung. Abb. ganzes Tier (entbehrlich), Schäden, Literatur!
1935. *Taeniothrips simplex*. Bailey: p. 166. Nur in der Liste kalifornischer Thysanopteren.
1936. *Taeniothrips simplex*. Steele: p. 10. In der Liste schädlicher Thysanopteren aus Australien; p. 33—36. Taxonomische Angaben, Synonymie mit *T. gladioli*. Abb. 16 Fühler (unbrauchbar, zu klein!), Abb. 17 Kopf + Pronotum.
1936. *Taeniothrips simplex*. Moulton + Andre: p. 229. Für Jowa festgestellt, zwei Fundorte.
1936. *Taeniothrips simplex*. Glendenning: p. 13, 14. Auswirkung der behördlichen Anordnung von 1932. Weiteres Auftreten danach. Aufspüren der Infektionsstellen. Experimenteller Nachweis für die Unmöglichkeit, im Freien zu überwintern.
1937. *Taeniothrips simplex*. Sakimura: p. 372. Wird von *Thripoctenus russelli* Cwfd. parasitiert.
- 1937 a. *Taeniothrips simplex*. Sakimura: p. 418. Auf Oahu (Hawaii) festgestellt.
1937. *Taeniothrips simplex*. Jacot-Guillarmod: p. 45. Im Katalog für Südafrika, für Transvaal angeführt.
1938. *Taeniothrips simplex*. Sakimura: p. 167. Von Oahu, Maui und Hawaii, fehlt anscheinend auf Kauai.
1938. *Taeniothrips simplex*. Hood: p. 56. Aufgeführt in der Liste für Nord-Carolina, USA.
1938. *Taeniothrips simplex*. Bailey: p. 50—57. Verbreitung (praktisch in allen Staaten USA, in Kalifornien von 21 Stellen), Futterpflanzen, Schäden, Bekämpfung. Abb. aller Stadien (zu klein, keine Einzelheiten zu erkennen), Pflanzenschäden.
1939. *Taeniothrips simplex*. Crawford: p. 71. Für New Jersey aufgeführt.
1939. *Taeniothrips simplex*. Sakimura: p. 253. Weitere Fundorte auf den Hawaii-Inseln.
1941. *Taeniothrips simplex*. Santis: p. 149 (Separat p. 9). Buenos Aires, Salta.
1941. *Taeniothrips gladioli*. Boder: p. 139. Hinweis auf einen Parasiten; p. 140, 183. SW-Schweiz.
1944. *Taeniothrips simplex*. Sakimura + Nishida: p. 127, 130. Auch auf Kauai (Hawaii-Inseln) gefunden. Beschädigungen auch auf halbwild wachsenden Pflanzen.
1944. *Taeniothrips simplex*. Sakimura + Krauss: p. 116. Seit 1932 auch auf Maui (Hawaii-Inseln).
1945. *Taeniothrips simplex*. Sakimura + Krauss: p. 326, 330. Auf Hawaii auch auf freiwachsenden (entsprungenen) Gladiolen.
1946. *Taeniothrips simplex*. Blickenstaff: p. 668/69. In Indiana (USA) seit 1932. Fundorte.
1946. *Taeniothrips gladioli*. Pussard: p. 774. Aus dem Departem. Var und Alpes-Maritimes, aber von *T. gladioli* und *T. atratus montanus* verschieden. Unterschiede.
1946. *Taeniothrips gladiolicola*. Pussard: p. 774. Hält seine Gladiolen-Thripse für eine neue Art, verschieden von *T. simplex*. (Siehe Bournier 1956).
1947. *Taeniothrips simplex*. Sakimura: p. 83. Kein Virusüberträger.
1948. *Taeniothrips simplex*. Bailey: p. 49. Aufgeführt unter den Neubeschreibungen von Steinweden.
1948. *Taeniothrips simplex*. Crawford: p. 53. Nur in der Bestimmungstabelle neotropischer *Taeniothrips*-Arten aufgeführt.

- 1948/49. *Taeniothrips gladioli*. Bailey: p. 124. Aufgeführt unter den Neubeschreibungen von Moulton.
1949. *Taeniothrips simplex*. Blunck: p. 410/411. Verbreitung, befallene Pflanzen, Größe der Verluste, Entwicklung, Eizahl usw., Generationsanzahl, Bekämpfung. Zusammenstellung der angewandten Literatur 1930—1949: 64 Nummern!
1949. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 28. Aus Holland September 1947 in die Tschechoslowakei eingeschleppt.
- 1949 a. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 7. Seit dem verflossenen Jahre in der Tschechoslowakei, höchstens 3 Generationen hier, Überwinterungsart unbekannt.
1949. *Taeniothrips simplex*. Bailey: p. 232. Auch in Utah (USA).
1950. *Taeniothrips simplex*. Thompson: p. 25. Wird von *Thripoctenus russelli* Crwf. parasitiert.
1951. *Taeniothrips simplex*. Pape: p. 19. Schadmeldungen aus Niedersachsen, Hessen, Baden. Verbreitung. Verschleppt durch Knollen. Abb.: Schadbilder (1 Original, das andere nach Bailey).
- 1951 a. *Taeniothrips simplex*. Pape: p. 25. Verbreitung wie vorige Arbeit, hinzu kommt England, biolog. Angaben aus der USA-Literatur. Bekämpfung. Abb.: 3 Stadien nach Bailey (zu stark verkleinert, unbrauchbar), 1 Schadbild wie obige Arbeit, 2 neue Schadbilder.
1951. *Taeniothrips simplex*. Speyer: p. 53—62. In Ontario und Ohio 1929 aufgefunden, erst 1950 in Middeßsex durch Knollen aus Holland eingeschleppt. Diagnose und Trennungsmerkmale von *T. atratus* und *T. vulgatissimus*. Lebensweise nach Herr. Abb.: Pronotum, männl. Sternite, Flügel. Literaturhinweise.
1951. *Taeniothrips simplex*. Morison: p. 26—33. 1950 in Schottland durch Knollen vom Kontinent eingeschleppt, Geschichte der Verbreitung, Überwinterungsmöglichkeiten, Generationsanzahl (in Schottland 3). Abb.: ♀ von oben, weibl. Hinterende von der Seite, männl. Hinterende von oben, Larve II.
1951. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 29/30. In der Bestimmungstabelle tschechoslowakischer Thysanopteren. Abb.: Fühler (groß!).
1952. *Taeniothrips simplex*. Titschack: p. 320. Verbreitungsweg. Deutsche Fundorte aus Niedersachsen und Schleswig-Holstein.
1952. *Taeniothrips simplex*. Oettingen: p. 27/28. Zur Verbreitung, Schäden bei Magdeburg und Halle.
1952. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 191. In der Liste tschechoslowakischer Thysanopteren für Mähren angegeben.
1952. *Taeniothrips simplex*. Plate + Frömming: p. 107—110. 4 Fotos von Tieren (entbehrlich), 2 Schadbilder. Entdeckung, Verbreitung, biologische Angaben nach amerikanischen Feststellungen, Nährpflanzen, Schaden, Sortenempfindlichkeit.
1955. *Taeniothrips simplex*. Jenser: p. 131/133. Fundorte aus Ungarn mit Schadmeldungen.
1956. *Taeniothrips simplex*. Ananthakrishnan: p. 3. Schadmeldungen aus indischen Gärtnereien.
1956. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 65. In der Bestimmungstabelle der schädlichen Thysanopteren in der Tschechoslowakei; p. 74. In Gärtnereien an Gladiolen; p. 78/79. Taxonomische Angaben, Verbreitung, Auftreten in der ČSR, Bionomie, Schaden, Bekämpfung.
1956. *Taeniothrips simplex*. Titschack: p. 385. Nur belangloser Hinweis.
1956. *Taeniothrips simplex*. Bournier: p. 224. Abb.: Ei bis Imago, männl. Pygidium, Fühler; p. 229, 231, 233. 1,5 mm lang, an eine bestimmte Pflanze gebunden (Gladiolen); p. 268—280. Arrhenotoke Parthenogenese, seit 1937 in Frankreich, hält *T. gladiolicola* Pussard 1946 für ein Synonym, höchstens für eine

- europäische Form des *T. gladioli*. ♂ mit Kamm. Untersuchung der Geschlechtsapparate, der Spermatogenese und Oögenese mit Abb. Nur eine Spermatophore im Receptaculum seminis. Zwei Heterochrosomen. Das weibl. Geschlecht ist also monogametisch.
1957. *Taeniothrips simplex*. Pelikán: p. 23. In der Bestimmungstabelle tschechoslowakischer Thysanopteren.
1957. *Taeniothrips simplex*. Bailey: p. 198. In der Bestimmungstabelle kalifornischer *Taeniothrips*; p. 201. Kalifornische Fundorte.
1957. *Taeniothrips simplex*. Morison: p. 499. Verbreitung (Türkei kommt dazu), Futterpflanzen, gute Hinweise auf die wichtigsten Schriften. Wichtige Literaturnachweise.
1957. *Taeniothrips simplex*. Faure: p. 379. Aus der Kapprovinz und Basutoland.
1958. *Taeniothrips simplex*. Ferrière: p. 320. Parasitiert von *Thripoctenus russelli*.
1959. *Taeniothrips simplex*. Jenser: p. 3, 15—18. Verbreitung, Auftreten in Ungarn. Abb.: Schadbilder, Flügel, Fühler (zu klein!); p. 32. Seit 1953 in Ungarn, Überwinterung nur in Lagerräumen, Überträger von Bakterien.
1960. *Taeniothrips simplex*. Ananthakrishnan: p. 558. In Südindien (Nilgiri, Kodaikanal Hills); p. 561/62. Eingeführt mit Knollen, in der Aufzählung nur ♀♀ (!), starker Schaden.
1960. *Taeniothrips simplex*. Strassen: p. 341. Verbreitung, südafrikanische Fundorte.
1960. *Taeniothrips simplex*. Böhm: p. 36/37. Meldung aus Österreich, die Bedeutung des Schädling ist geschwunden durch *Aeolothrips fasciatus* und die Raubwanze *Triphleps nigra*.
1961. *Taeniothrips simplex*. Priesner: p. 426. Charakteristisch für *Gladiolus*.
1962. *Taeniothrips simplex*. Santis: p. 5. Ein gemeldeter Schadenbefall wird nicht durch diesen Blasenfuß, sondern durch 2 andere Arten verursacht.
1962. *Taeniothrips simplex*. Franssen + Mantel: p. 116. Wahrscheinlich über ganz Holland verbreitet, Fundorte, Daten.
1963. *Taeniothrips simplex*. Ananthakrishnan: p. 85. Jetzt gültiger Name; p. 112. In der Gattungsbestimmungstabelle der Arten aus der indo-ceylonischen Region.
1964. *Taeniothrips simplex*. Priesner: p. 74. In der Bestimmungstabelle der Weibchen; p. 80. In der Bestimmungstabelle der Männchen; p. 124. In der Bestimmungstabelle der Larven.
1964. *Taeniothrips simplex*. O'Neill + Bigelow: p. 1219. Wohl aus Südafrika stammend, in Kanada von Ontario bis Britisch Kolumbien, Überwinterung nur in Lagerräumen; p. 1222, Flügelborsten-Anzahl; p. 1223. Abb. weibl. Hinterende; p. 1227. Abb. Kopf + Pronotum, Sternite VI u. VII; p. 1228. In der Bestimmungstabelle kanadischer *Taeniothrips*; p. 1231. Abb. männl. Sternite; p. 1233. Abb. Fühler; p. 1237/38. Taxonomische Angaben, Futterpflanzen. Literatur.
1964. *Taeniothrips simplex*. Franssen + Mantel: p. 33. Für Holland aufgeführt.

Über die **natürliche** Verbreitung kann nichts gesagt werden. Das Auftreten von *Taeniothrips simplex* erinnert sehr an das des *Liothrips vaneeckei* Pr., der unterirdisch an den Zwiebeln wildwachsender Lilien Europas lebt, bei der Suche nach neuen Blumensorten in den Versand von Blumenzwiebeln geriet und damit weltweit verbreitet wurde. *Taeniothrips simplex* wird 1928 bzw. 1930 als Gladiolenschädling in Australien und Nordamerika entdeckt. Das gleichzeitige Massenauftreten in zwei so weit voneinander entfernten Punkten der Erde spricht für eine Verschleppung aus einem Seuchenherd. Ich stimme Frl. K. O'Neill zu, die seine Heimat in Süd-

afrika vermutet, von wo auch die Gladiolen kommen. Erst einmal in die Gartenkulturen gelangt, breitet er sich so explosionsartig aus, daß Bailey ihn 1938 schon aus fast allen Teilen der USA, nebst Hawaii, melden kann. Die europäischen Gladiolenaufzuchten bleiben erstmals von einer Heim-suchung verschont; nur Pussard erinnert sich, entsprechende Zerstörungen 1937 in Frankreich gesehen zu haben, und Chevalier (siehe Boder 1941) solche 1936 in der südwestlichen Schweiz, wozu noch Nachweise aus Holland aus den Jahren 1934—37 hinzuzufügen wären.

Eine zweite Ausbreitungswelle registrieren wir nach Abschluß des zweiten Weltkrieges. Unter der Auflösung jeglicher staatlicher Ordnung durch die militärischen Besatzungsmächte, vor allem unter dem Fortfall einer Überwachung im Pflanzenschutz, schließlich unter der Unmöglichkeit von Bekämpfungsmaßnahmen wird *Taeniothrips simplex* (wohl über Holland) aus den USA in die verschiedensten Länder Europas verschleppt, wo man ihn nicht kannte. 1947 tritt er in der Tschechoslowakei auf, 1950 in Deutschland, 1950 in Middlessex (England), 1950 in Schottland, 1953 in Ungarn. Jetzt ist er auch in der Türkei festgestellt. Sonst erwähnt aus Indien, Neusüdwaales, Victoria, Argentinien, einigen Westindischen Inseln, Bermudas, USA, Kanada, Südafrika.

*Taeniothrips simplex* wird durch Winterfröste von nur  $-3^{\circ}$  C. in allen Stadien vernichtet, durchläuft aber auch an den Gladiolenknollen seine Entwicklung, soweit diese in Räumen von über  $15^{\circ}$  C. gelagert werden. Er kann sich daher in Europa nur im mediterranen Gebiet einige Jahre festsetzen und wäre längst restlos verschwunden, wenn Händler und Züchter die Knollen bei der Überwinterung in den Lagerräumen oder beim Versand sachgemäß und zwangsweise entwesen würden.

Generationsanzahl abhängig von Temperatur und Feuchtigkeit, in Mitteleuropa kann man im Freien mit 3 Generationen rechnen; in Florida werden 11 und im Laboratorium 20 Generationen erreicht. Kein Virus-, aber Bakterienüberträger. Fakultative Parthenogenese (arrhenotoke) möglich, die durch Temperatur nicht beeinflussbar ist.

Daß ein Tier mit so starker Expansionsfähigkeit in den Gärtnereien auch auf andere, benachbarte Kulturen übergeht, wird niemand überraschen. Als befallene und natürlich geschädigte Pflanzen werden von den Autoren genannt: *Tritonia*, *Freesia*, *Tigrida* (*Tigridia*), *Kniphofia*, *Iris*, *Canna*, *Calla*, *Amaryllis*, Narzisse, *Ornithogalum*, *Dahlia*, Nelken u. a. m. Sicherlich kann jeder neue Untersucher weitere Namen hinzufügen, da hier mehr der Zufall als irgendwelche Abhängigkeit mitwirkt. Diese Pflanzenliste vertieft unsere Kenntnisse nicht, sondern lenkt vom Wesentlichen ab. An sich müssen wir im freien Spiel der Natur unbedingt an einer ausgesprochenen Vorliebe des *Taeniothrips simplex* für Gladiolen festhalten.

## Benutzte Schriften

- Ahlberg, Olof, 1925: Bemerkungen über neue oder seltene schwedische Thysanopteren nebst Verzeichnis der schwedischen Arten. — Entom. Tidskrift: 152—156.
- Ahlberg, Olof, 1926: Svensk Insektfauna. 6. Tripsar. Thysanoptera, p. 1—62.
- Amoyot, C.-J.-B., et Serville, Audinet, 1843: Histoire naturelle des Insectes. (Hémiptères), Appendice: 637—646.
- Ananthakrishnan, T. N., 1956: A survey of our present knowledge of Indian Thysanoptera: 1—8.
- Ananthakrishnan, T. N., 1960: Thysanoptera from the Nilgiri and Kodaikanal Hills (South India). Journ. Bombay Natur. Hist. Soc. 57 (3): 557—578.
- Ananthakrishnan, T. N., 1963: The Terebrantian Thysanoptera of the Indo-Ceylonese Region. Treubia 26 (2): 73—122.
- Bagnall, Richard S., 1911: Notes on some new and rare Thysanoptera (Terebrantia), with a preliminary List of the known British species. Journ. of Econom. Biol. 6 (1): 1—11.
- Bagnall, Richard S., 1914: A Chalcid Parasitic on Thrips (Thysanoptera). Rep. 83. Meeting British Associat. f. the Advancement of Science, p. 531. Birmingham 1913.
- Bagnall, Richard S., 1914a: Ceratothrips britteni, n. sp., a type of Thysanoptera new to the British Fauna. Journ. of Economic Biology 9: 1—4.
- Bagnall, Richard S., 1928: Further Notes and Descriptions of new British Thysanoptera. Entom. Monthly Mag. 64: 94—99.
- Bagnall, Richard S., and John, Oscar, 1935: One some Thysanoptera collected in France. Ann. Soc. Entom. France 54: 307—327.
- Bailey, St. F., 1935: A List of the Thysanoptera of California. Pan-Pacific Entom. 11 (4): 163—169.
- Bailey, St. F., 1938: Thrips of economic importance in California. University of California, Agric. Exper. Stat., Berkeley. Circular 346: 1—77.
- Bailey, St. F., 1948: An annotated Bibliography of North American Thysanopterists: Part I. Florida Entom. 31 (2): 35—49.
- Bailey, St. F., 1948/49: An annotated Bibliography of North American Thysanopterists: Part III. Florida Entom. 32 (3): 114—131.
- Bailey, St. F., 1949: The Thysanoptera of Utah. Proc. Entom. Soc. Washington 51 (5): 230—234.
- Bailey, St. F., 1957: The Thrips of California, Part I: Suborder Terebrantia. Bull. of the Californian Insect Survey, 4 (5): 139—220.
- Baudyš, E., und Kratochvíl, J., 1941: Příspěvek k poznání našich thysanopterocecid. Sborník ent. odd. nár. musea v Praze, 19: 136—174.
- Beresnew, P. N., 1934: Materialö k isuzeniju prirodö sapadnoi oblasti. K faune pusörenogich sapadnoi oblasti. Fauna i Ekologija. Smolensk: 133—140.
- Blickenstaff, C. C., 1946: A List of Thysanoptera known to Occur in Indiana. Amer. Midland Nat. 36 (3): 668—670.
- Blunck, H., 1925: Thysanopteren (Physopoden), Fransenflügler, Blasenfüße. In: Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten 4 (1): 246—270. (4. Auflage.)
- Blunck, Hans, und Neu, W., 1949: Thysanopteroidea (Physopoda), Fransenflügler, Blasenfüße. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 4: 374—427. (5. Auflage.)
- Blunck, Hans, 1958: Thysanopteren aus der Türkei. Beiträge zur Entomologie 8 (1/2): 98—111.
- Boder, Richard, 1941: Beitrag zur Kenntnis der Thysanopteren-Fauna von Basel und Umgebung. Verh. Naturf. Ges. Basel 53: 136—218.
- Boder, Richard, 1963: Die Thysanopteren des schweizerischen Nationalparkes und der angrenzenden Gebiete. Ergebn. wiss. Untersuch. im schweiz. Nationalpark 8: 305—332.



- Böhm, Otto, 1960: Selbsthilfe der Natur. Der Pflanzenarzt (Wien) **13** (4): 36, 37.
- Boness, Martin, 1958: Biocoenotische Untersuchungen über die Tierwelt von Klee- und Luzernefeldern. Ztschr. Morph. u. Ökol. Tiere **47**: 309—373.
- Bournier, Alexandre, 1956: Contribution à l'étude de la parthénogenèse des thysanoptères et de la cytologie. Arch. Zool. Exp. et Gén. **93** (3): 219—318.
- Bournier, Alexandre, 1960: Espèces nouvelles dans la faune thysanoptérologique des litières de feuilles de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Vie et Milieu **11** (1): 88—101.
- Burmeister, Hermann, 1838: Handbuch der Entomologie, 2. Bd., p. 404—418.
- Cobelli, Ruggero, 1909: I Thysanoptera del Trentino. Verh. k. k. zool.-botan. Ges. **59**: 1—5.
- Coesfeld, Robert, 1898: Beiträge zur Verbreitung der Thysanopteren. Abh. Naturw. Ver. Bremen **14**: 469—474.
- Crawford, J. C., 1939: Thysanoptera from Northern New Jersey with descriptions of new species. Journ. New York Entom. Soc. **47**: 69—81.
- Crawford, J. C., 1948: On the neotropical species of the genus Taeniothrips. Proc. Entom. Soc. Washington **50** (3): 53—57.
- Derbenewa, N. N., 1960: Materialö po faune tripsow (Thysanoptera) Kröma. Rev. d'Entom. l'URSS **39** (4): 860—869.
- Djadetschko, N. P., 1954: K ekologii tripsow faunö USSR. 3-ja ekologitscheskaja konferenzija, tesisö dokladow. tschastj **1**: 64—67.
- Doeksen, J., 1936: Lijst van nederlandsche Thysanoptera. Zoolog. Mededeel. **19**: 79—86.
- Doeksen, J., 1941: Bijdrage tot de vergelijkende morphologie der Thysanoptera. Dissertation, Wageningen.
- Dudich, E., Pongrácz, S., Fábíán, Gy., Iharos, A., 1943: Bars vármegye Neuropteroidea-faunájának alapvetése. Mat. és Természettud. Közlem **39**: 16—18.
- Eecke, R. van, 1922: Eerste bijdrage tot de kennis der nederlandsche Thysanoptera. Natuurkund. Verhand. Haarlem. 3. Verz., 9. Deel: 1—142.
- Eecke, R. van, 1931: Fauna van Nederland, Aflev. V. Thysanoptera (Q VI), Leiden: 1—154.
- Eichler, Wd., 1952: Die Tierwelt der Gewächshäuser. Leipzig: 36, 37.
- Ermolaew (Jermolaew), M. F., 1940: Ljanoi trips (Thrips linarius Uz.), jego biologija i merö borjbö s nim. Westn. Saschtsitö Rastenij Nr. 3: 23—34. (Moskau u. Leningrad.) (Nach einer handschriftlichen Abschrift ohne Paginierung.)
- Fábíán, Gyula, 1938: Rojtos-szárnyú rovarok Kőszeg vidékéről. Publikationes Musei Ginsiensis, Ser. I, Nr. 8: 346—349.
- Faure, J. C., 1957: Thysanoptera. South African Animal Life, Results Lund Univers. Expedit. 1950—51. **4**: 377—384.
- Fedorow, S. M., 1938: Tripsö (Thysanoptera) kulturnöch rastenij Kröma. Rev. d'Entom. de l'URSS **27** (3/4): 250—258.
- Ferrière, Ch., 1958: Un nouveau parasite de Thrips en Europe centrale (Hym. Euloph.). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **31** (3/4): 320—324.
- Franssen, C. J. H., et Mantel, W. P., 1962: Lijst van in Nederland aangetroffen Thysanoptera met beknöpte aantekeningen over hun levenswijze en hun betekenis voor onze cultuurgewassen. Tijdschr. voor Entom. **105** (4): 97—133.
- Franssen, C. J. H., et Mantel, W. P., 1962 a: Tripsen in vlas en hun betekenis voor de vlascultuur. Versl. Landbouwk. Onderz. 68. 17. Wageningen.
- Franssen, C. J. H., et Mantel, W. P., 1963: Thysanoptera, verzameld in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Naturh. Maandblad **52** (1): 12—13.
- Franssen, C. J. H., et Mantel, W. P., 1964: De Nederlandse Tripsen (Thysanoptera). Wetenschpp. Mededel. kon. nederl. natuurh. Verein. Nr. 51: 1—40.
- Franz, H., und Priesner, H., 1961: Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Bd. II, Ordnung Thysanoptera: 401—429.
- Gawalow, I., 1931: O nektoröch tripsach (Thysanoptera) Stawropolja. Bull. Nord-kaukasus Plant protect. Station, 6/7: 195—198.

- Glendenning, R., 1936: The Status of the Gladiolus Thrips in British Columbia. Proc. Entom. Soc. Brit. Columbia 33: 13, 14.
- Grandi, Guido, 1951: Introduzione allo Studio dell'Entomologia. Vol. 1. Bologna.
- Grevillius, A. Y., 1910: Notizen über Thysanopteroceiden auf *Stellaria media* Cyr., *S. graminea* L. und *Polygonum convolvulus* L. Marcellia 9: 161—167.
- Haliday, A. H., 1836: An Epitome of the British Genera, in the Order Thysanoptera, with Indications of a few of the Species. Entomological Magazine 3: 439—451.
- Haliday, A. H., 1837: Additional Notes on the Order Thysanoptera. Entomological Magazine 4: 144—146.
- Haliday, A. H., 1852: Order III. Physapoda in: F. Walker: List of Specimens of Homopterous Insects in the Collection of British Museum, Part 4, Order 3: 1094—1118.
- Herr, E. A., 1934: The Gladiolus Thrips *Taeniothrips gladioli* M. et S. Ohio Agricult. Exper. St. Bull. 537: 1—64.
- Holtmann, Heinrich, 1962: Untersuchungen zur Biologie der Getreide-Thysanopteren. Z. angew. Entom. 51 (1): 1—41.
- Hood, J. Douglas, 1938: Order Thysanoptera, Thrips. N. Carolina State List of Insects: 55—58.
- (Hukkinen, Y.) 1935: In: Enumeratio Insectorum Fenniae, IV, Ordines minores: 12—14.
- Hukkinen, Y., 1935—1936: Verzeichnis der Thysanopteren Finnlands. Annal. Entomologici Fennici 1 (3): 84—95; 2 (1): 24—33; 2 (3): 124—140.
- Hukkinen, Y., et Syrjänen, V., 1939: Beiträge zur Kenntnis der Thysanopteren Finnlands. 6. Ibid. 5 (1): 33—40.
- Hukkinen, Y., u. Syrjänen, V., 1940: Beiträge zur Kenntnis der Thysanopteren Finnlands. 7. Ibid. 6 (4): 115—128.
- Hukkinen, Y., 1942: Blick auf die Erforschung der Thysanopterenfauna Finnlands, besonders ihrer schädlichen Arten. Ibid. 8 (1): 25—45.
- Hukkinen, Y., u. Hukkinen, V., 1942: Beiträge zur Kenntnis der Thysanopteren Finnlands. 8. Ibid. 8 (3—4): 234—246.
- Jablonski, J., 1899: Ordo. Thysanoptera. In: Fauna regni Hungariae. Budapest. (Für die Veröffentlichung wird von allen Autoren das Jahr 1899 angegeben, das Titelblatt trägt aber die Jahreszahl 1918.)
- Jacot-Guillarmod, Ch. Fr., 1937: Ten new Species of Thysanoptera and a catalogue of the known South African Forms. Public. Univ. Pretoria, Ser. II: Natural Science Nr. 3: 1—57.
- Jenser, Gábor, 1955: Magyarország faunájára új tripsz-fajok. Fol. Entom. hungarica 8 (9): 131—134.
- Jenser, Gábor, 1959: Adatok a kertgazdasági növényeinket károsító Tripszek ismeretéhez. Annal. acad. horti- et viticulturae 6 (6): 1—35.
- Jermolajew siehe Ermolajew.
- John, O., 1921: Faunae Petropolitanae Catalogus, 2 (1): 1—16.
- John, Oscar, 1925: Ein neuer Haplothrips aus Ferghana nebst Verzeichnis der bisher in Rußland gefundenen Thysanopteren. Entom. Mitteil. 14 (1): 17—25.
- John, O. I., 1927: Opređelitelj nasekomöch. Thysanoptera, pusörenogije, tripsö. In: Tarbinskij, John und Wagner: 72—88.
- John, O. I., 1928: Pusörenogije (Thysanoptera) in: Opređeliteli nasekomöch SSSR: 1—72.
- John, O. I., 1928 a: Thysanoptera (pusörenogije) okresnostei osera Tiberkulj. Jahrbuch Martynow-Staatsmuseum 6: 60—63.
- John, O. I., 1930: O nebolšom sbore pusörenogich s Kolskogo poluostrowa. Rev. Russe d'Entom. 24 (1—2): 111—112.
- John, O. I., 1930 a: Pusörenogije is Nowgorodskoi gubernii. Ibid. 24 (3—4): 218, 219.
- John, Oskar, 1934: Verzeichnis der bisher in Lettland gefundenen Thysanopteren. Konowia 13 (2): 81—93.

- Karny, H., 1907: Die Orthopterenfauna des Küstengebietes von Österreich-Ungarn. Berl. Entom. Zeitschr. **52**: 44—52.
- Karny, H., 1909: Bericht über im Frühjahr u. Sommer 1909 unternommene Vereins-exkursion allgemein naturkundl. Art. Mitt. Naturw. Vereins a. d. Univers. Wien. Jahrg. 1909: 270—73.
- Karny, H., 1911: Über Thrips-Gallen und Gallen-Thripse. Centr. Bl. Bakteriologie, Parasitenkunde u. Infektionskrankheiten. II. Abt. **30**: 556—572.
- Karny, H., 1912: Revision der von Serville aufgestellten Thysanopteren-Genera. Zool. Annalen **4**: 322—344.
- Karny, H., 1914: Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. Zweite Mitteilung über die javanischen Thysanopterocecidien und deren Bewohner. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie **10**: 355 ff.
- Kazakov, W., 1927: Prilog proutschawanju faune Thysanoptera u Srbiji. Glasnik **2** (1): 11—18.
- Kéler, St., 1936: Tripsy (przylżeńce) Polski. Prac. wydziału chorób roślin państwowego instytutu naukowego gospodarstwa wiejskiego w Bydgoszczy Nr. 15: 1—149.
- Kéler, St. 1937: Materiały do fauny przylżenców (Thysanoptera) Polski. Fragm. faunistica musei zoolog. polonici **3** (2): 1—6.
- Kloet, G. S., and Hinccks, W. D., 1945: A check List of British Insects. Stockport.
- Knechtel, Wilhelm Karl, 1923: Thysanoptere din România. Buletinul Agriculturii **2** (2—4): 1—235.
- Knechtel, Wilhelm K., 1937: Studiu asupra repartitiei Thysanopterelor din România. Bukarest: 1—86.
- Knechtel, Wilhelm K., 1945: Ökologisch-faunistische Forschungen an Thysanopteren Rumäniens. Bull. Sect. Scientif. Académie Roumaine **27** (7): 453—474.
- Knechtel, W., 1948: Ökologisch-faunistische Forschungen an Thysanopteren Rumäniens. Acad. Roumaine, Bull. Sect. Scientifique **30** (6): 377—390.
- Knechtel, W., 1951: Fauna republicii populare Române. Insecta. **8** (1), Thysanoptera: 1—261.
- Knechtel, Wilhelm K., 1956 (1958): Ökologisch-phaenologische Forschungen über Thysanopteren. Proc. X. Intern. Congr. Entom. **2**: 689—695.
- Knechtel, W. K., 1960: Thysanoptere din Stepa Dobrogeana. Akademie der Volksrepublik Rumänien, aus: Probleme actuale de Biologie si Stiinte agricole. (Festschr. f. G. Ionescu-Sisesti): 109—112.
- Körting, August, 1928: Zur Kenntnis der Überwinterung einiger an Gräsern lebender Thysanopteren. Nachrichtenbl. f. d. Dt. Pflanzenschutzdienst **8** (2): 13. 14.
- Kratochvíl, J., 1935: Prvý příspěvek k poznání půdní zvířeny. Třásněny. Příroda **28**: (6—7): 1—3.
- Kratochvíl, J., 1939: K poznání třásněnek žijících na ovesných kulturách a příčiny bělení, šupinatění a hluchosti ovesných klásků a lat. Entom. Listy **2** (2): 87—105.
- Kratochvíl, J., 1941: Třásněny brněnských skleníků a škody, které působí na skleníkových rostlinách. Ochrana rostlin **17**: 51—59.
- Kratochvíl, J., u. Farský, O., 1942: Das Absterben der diesjährigen terminalen Lärchentriebe. Z. f. angew. Entom. **29** (2): 177—218.
- Leonardi, G., 1901: Gli insetti nocivi, Vol. IV, p. 614—657. Neapel.
- Lewis, Trevor, 1961: Records of Thysanoptera at Silwood Park, with Notes on their Biology. Proc. R. Ent. Soc. London (A) **36** (7—9): 89—95.
- Maltbaek, J., 1928: Thysanoptera Danica. Danske Frynsevinger. Entom. Meddel. **16**: 159—184.
- Maltbaek, J., 1931: Tillaeg til Thysanoptera Danica. ibid. **16**: 369—381.
- Maltbaek, J., 1932: Frynsevinger eller Blaerefodder (Thysanoptera). Danmarks Fauna **37**: 1—146.
- Mantel, W. P., 1964: Bijdrage tot de kennis van de Thysanopteren-Fauna van Zuid-Limburg I. Het Natuurhist. Maandblad **53** (2): 25—27.
- Melis, Antonio, 1936: Tisanotteri italiani. Genus Taeniothrips. Redia **22**: 51—95.

- Melis, Antonio, 1957: Tisanotteri in: Elenco delle principali specie animali che hanno prodotto infestazioni degne di nota in Italia durante l'anno 1956. Redia **40**, Appendice, p. IV/V.
- Melis, Antonio, 1959: I Tisanotteri italiani, I. Redia **44**: 1—184.
- Melis, Antonio, 1961: I Tisanotteri italiani, III. Redia **46**: 331—530.
- Morison, Guy D., 1924: Notes on some Thysanoptera from the Aberdeen Area. The Scottish Naturalist **149**: 163, 164.
- Morison, Guy D., 1929: Observations and Records for some Thysanoptera from Great Britain. V. Physothrips spp. Entom. Monthly Mag. **65**: 113—127.
- Morison, Guy D., 1930: On a collection of Thysanoptera from South Australia. Bull. Entom. Res. **21**: 9—14.
- Morison, G. D., 1937: The Natural History of the Island of Raasay. III. Thysanoptera found on Raasay and Scalpay. The Scottish Naturalist **225**: 67—71.
- Morison, G. D., 1943: Notes on Thysanoptera found on flax (*Linum usitatissimum* L.) in the British Isles. Ann. appl. Biol. **30** (3): 251—259.
- Morison, Guy D., 1947—49: Thysanoptera of the London Area. London Naturalist Nr. 59: 1—131.
- Morison, Guy D., 1951: Insect and other Pests of 1950. Trans. R. Highland and Agriculture Soc. Scotland, Ser. V, **63**: 26—44.
- Morison, Guy D., 1957: A Review of British Glasshouse Thysanoptera. Trans. R. Entom. Soc. London **109** (16): 467—534.
- Morison, Guy D., 1958: Additions to the Wild Fauna and Flora of the Royal Botanic Gardens, Kew: XXII. The Thysanoptera of Kew Gardens. Kew Bulletin Nr. 2: 295—301.
- Moulton, D., and Steinweden, J. B., 1931: A new Taeniothrips on Gladiolus. Canad. Entom. **63**: 2—21.
- Moulton, Dudley, and Andre, Floyd, 1936: Four new Thysanoptera, with a preliminary List of the species occurring in Iowa. Iowa State College Journal of Science **10** (3): 223—234.
- Müller, Kurt, 1927: Beiträge zur Biologie, Anatomie, Histologie und inneren Metamorphose der Thripslarven. Z. wiss. Zoologie **130** (1/2): 251—303.
- Oettingen, H. von, 1930: Beitrag zur Ökologie der Thysanopteren auf den norddeutschen Grasfluren. Pflanzenbau. Pflanzenschutz. Pflanzenzucht. **7** (6): 166—170.
- Oettingen, H. von, 1941: Beiträge zur Systematik und Biologie einiger Thysanopteren-Arten. Arb. morph. taxon. Entom. **8** (1): 49—54.
- Oettingen, H. von, 1942: Die Thysanopteren des norddeutschen Graslandes. Entom. Beihefte **9**: 79—141.
- Oettingen, H. von, 1943: Grundlagen zu einer Thysanopterenfauna Litauens. Arb. morph. taxon. Entom. **10** (2/3): 73—101.
- Oettingen, H. von, 1944: Winterlager und Winterruhe einiger Thysanopteren-Arten. Arb. morph. taxon. Entom. **11** (1): 1—7.
- Oettingen, H. von, 1951: Geographische und ökologische Analyse der Thysanopterenfauna der östlichen Gebiete Mitteleuropas. Beiträge zur Entomologie **1** (1): 44—59.
- Oettingen, H. von, 1951a: Die Thysanopterenfauna des Harzes. Beiträge zur Entomologie **1** (2): 140—186.
- Oettingen, H. von, 1952: Die Thysanopterenfauna des Harzes. Beiträge zur Entomologie **2** (6): 586—604.
- Oettingen, H. von, 1952a: Die Puppenstadien des Taeniothrips atratus Halid. Zool. Anz. **148**: 98,99.
- Oettingen, H. von, 1952b: Blasenfüße. Neue Brehmbücherei, H. 89, p. 1—40.
- Oettingen, Heinrich von, 1954: Beitrag zur Thysanopterenfauna Schwedens. Entomol. Tidskrift **75** (2/4): 134—150.
- Oettingen, H. von, 1955: Die Thysanopterenfauna des Harzes. Beiträge zur Entomologie **5** (1/2): 69—80.

- O'Neill, Kellie, and Bigelow, R. S., 1964: The Taeniothrips of Canada. (Thysanoptera: Thripidae). The Canadian Entomologist **96** (9): 1219—1239.
- Pape, H., 1951: Schäden durch den Gladiolenblasenfuß in Deutschland. Nachr. Bl. Dt. Pflanzenschutzdienstes **3** (2): 19, 20.
- Pape, H., 1951a: Der neue Gladiolenschädling und seine Bekämpfung. Pflanze und Garten, Nr. 10: 25—26.
- Pelikán, Jar., 1947: Poznámky k znalosti trasnenek rejvizkych raselinist. Folia entomol. **10**: 1—16.
- Pelikán, Jar., 1949: Faunistické poznámky k znalosti moravských trasnenek. Folia entom. **12**: 28, 29.
- Pelikán, Jar., 1949a: Úvahy o nasich trasnenkach. Priroda **42** (1/2): 6—10.
- Pelikán, Jaroslav, 1950: K proznání trasnenek Jeseniku II. Sbor. ostr. kraje, Opava **11** (4): 344—353.
- Pelikán, Jaroslav, 1951: O trasnence Karafiátové. Folia entom. **14**: 5—38.
- Pelikán, J., 1951a: Dalsi poznámky o nasich trasnenkach. Folia entom. **14**: 158—161.
- Pelikán, Jaroslav, 1952: Přehled trasnokřídlych z Československa. Folia zoolog. et entomol. **15** (3): 185—195 (bzw. Jahrg. 1 des neuen Titels).
- Pelikán, Jar., 1956: Řad Thysanoptera — Třasnokřídli. in: Zemědělská entomologie, p. 55—99.
- Pelikán, J., 1957: Řad Třasnokřídli-Thysanoptera. In: Klíč zvířeny ČSR, **2**: 9—34.
- Pelikán, Jaroslav, 1964: Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Instituts, 21. Beitrag. Beiträge zur Entomologie **14** (3/4): 251—268.
- Perrier, Remy, 1934: Ordre VI.-Thysanoptères (= Physopodes). La Faune de la France illustrée, **3**: 151—156.
- Peus, Fr., 1928: Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. Z. Morph. Ökol. der Tiere **12** (3/4): 533—683.
- Plate, H.-P., u. Frömming, E., 1952: Die tierischen Schädlinge unserer Gewächshauspflanzen, ihre Lebensweise und Bekämpfung. Thysanopteren. p. 105—111.
- Priesner, H., 1914: Beitrag zu einer Thysanopteren-Fauna Oberösterreichs und Steiermarks. Wiener Entom. Ztg. **33**: 186—196.
- Priesner, H., 1915: Anleitung zum Sammeln und zum Studium der Thysanopteren. Entom. Jahrbuch, **24**: 155—162.
- Priesner, H., 1916: Zur Thysanopteren-Fauna Ostpreußens. Schr. physik.-ökonom. Ges. Königsberg **57**: 50—54.
- Priesner, H., 1919: Zur Thysanopteren-Fauna Albaniens. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl., Abt. I. **128** (2/3): 115—144.
- Priesner, Hermann, 1919a: Zur Thysanopteren-Fauna der ostadriatischen Küstenländer. Zeitschr. österr. Entom. Ver. Wien. **4** (8): 79, 80; (9): 89, 90; (10): 96, 97; (11): 104—106; (12): 113, 114.
- Priesner, Hermann, 1920: Beitrag zur Thysanopterenfauna Deutschlands. Entom. Jahrbuch **20**: 170—172.
- Priesner, Hermann, 1920a: Beitrag zur Kenntnis der Thysanopteren Oberösterreichs. 78. Jahresber. Museum Francisco-Carolinum, p. 50—63.
- Priesner, H., 1921: Zur Kenntnis der Thysanopteren Tirols nebst Beschreibung zweier neuer Arten. Zeitschr. österr. Entom. Vereins **6** (5): 20—29; (7): 37.
- Priesner, Hermann, 1923: Thysanoptera (Physopoda, Blasenfüße) in: Paul Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, p. 29, 1—10.
- Priesner, H., 1924: 7. Thysanoptera. In: Alfons Dampf, Zur Kenntnis der estländischen Hochmoorfauna. Sitz. Ber. Naturf. Ges. Univers. Dorpat **31** (1/2): 37—42.
- Priesner, H., 1924/25: Die Winterquartiere der Thysanopteren. Kranchn. Entom. Jahrbuch: 151—162.
- Priesner, H., 1924/25a: Thysanopteren von der Nordseeinsel Spiekeroog. Entom. Jahrbuch **33/34**: 163—166.
- Priesner, H., 1925: Katalog der europäischen Thysanopteren. Konowia **4**: 141—159.

- Priesner, H., 1926—1928: Die Thysanopteren Europas. Wien, p. 1—755.
- Priesner, H., 1927: 12. Ordnung: Fransenflügler, Blasenfüße. Thysanoptera (Physópoda) in: P. Brohmer, P. Ehrmann, G. Ulmer, Die Tierwelt Mitteleuropas, 4 (2): VIII, 1—18.
- Priesner, H., 1928: Verzeichnis der Thysanopteren Kärntens. Kranchn. Entom. Jahrbuch: 181, 182.
- Priesner, H., 1928a: Verzeichnis der Thysanopteren Ungarns. Annal. Musei nationalis Hungarici. 25: 60—68.
- Priesner, H., 1939: On some Thysanoptera from Cyprus. Bull. Soc. Fouad 1er d'Entom. Année 1938: 110—122.
- Priesner, Hermann, 1961: Über einige Thysanopteren aus der Türkei. Verh. Ver. naturw. Heimatforschung Hamburg 35: 16—24.
- Priesner, Hermann, 1964: Ordnung Thysanoptera (Fransenflügler, Thripse). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, Lief. 2, p. 1—242.
- Pussard, M. R., 1946: Remarques sur deux Thrips des cultures florales. R. Séances Acad. d'Agricult. de France 32: 772—775.
- Reuter, O. M., 1878/79: Diagnoser öfver nya Thysanoptera fran Finland. Öfvers. Finska Vet.-Soc. Förh. 21: 207—223.
- Reuter, O. M., 1899: Thysanoptera fennica. Förteckning och Beskrifning öfver Finska Thysanoptera. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica 17 (2): 1—69.
- Ribaga, Costantino, 1902: I principali insetti dell'ordine dei Fisapodi dannosi alle piante coltivate. Boll. Entom. agraria. Padova 9 (8—10): 169—177, 193—205, 227 bis 235.
- Richter, Willy, 1928: Die Thysanopteren des arktischen Gebietes. Fauna arctica 5 (3): 835—850.
- Sakimura, K., 1937: On the bionomics of Thripoctenus brui Vuillet, a parasite of Thrips tabaci Lind., in Japan. I. Entom. Soc. of Nippon 11 (5—6): 370—390.
- Sakimura, K., 1937a: A survey of Host Ranges of Thrips in and Around Hawaiian Pineapple Fields. Proc. Haw. Ent. Soc. 9 (3): 415—427.
- Sakimura, K., 1938: Thysanoptera of Kauai with Notes on the Incidence of Yellow Spot on Wild Host Plants. *ibid.* 10 (1): 167—173.
- Sakimura, K., 1939: On the Host Plants of Some Hawaiian Thrips. *Ibid.* 10 (2): 251 bis 254.
- Sakimura, K., and Krauss, N. L. H., 1944: Thrips from Maui and Molokai. *Ibid.* 12 (1): 113—122.
- Sakimura, K., and Nishida, T., 1944a: Thrips from Kauai. *Ibid.* 12 (1): 123—131.
- Sakimura, K., and Krauss, N. L. H., 1945: Collections of Thrips from Kauai and Hawaii. *Ibid.* 12 (2): 319—331.
- Sakimura, K., 1947: Thrips in Relation to Gall-forming and Plant Disease Transmission: A Review. *Ibid.* 13 (1): 59—95.
- Santis, Luis de, 1941: Materiales para el estudio de los Tisanopteros Argentinos. Anuario Rural de la Prov. de Buenos Aires 9: 143—152. La Plata. (Separatum paginiert 3—12).
- Santis, Luis de, 1962: Los trips del Gladiolo en la zona del Gran Buenos Aires. Fitosanitarias (La Plata) 1 (4): 5, 6.
- Sawenko, R. F., 1947: Obsor pusörenogich (Thysanoptera) Grusii. Trudö Zoolog. Instituta Ak. Nauk GSSR 7: 17—32.
- Sawenko, R. F., 1958: Materialö k Faune Pusörenogich (Thysanoptera) Kluchorskogo Raiona. *Ibidem* 16: 231—235.
- Scalon, Olga, 1931: Thysanoptères nouveaux pour la Sibérie. Konowia 10: 89—92.
- Scalon, Olga, 1935: Les Thysanoptères du Bassin de la rivière Tas. Bull. Ann. Soc. Entom. Belgique 75: 31—34.
- Scalon, Olga, 1935a: Sur les Thysanoptères du Bassin de la rivière Abacan. *Ibidem* 75: 35—42.

- Schille, Fryderyk, 1902: Materyaly do fauny owadów siatkoskrzydłych i szarańczaków doliny Popradu. Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej (Krakau) **36**: 83—85.
- Schille, Fryderyk, 1905: Materyaly do fauny owadów siatkoskrzydłych i szarańczaków doliny Popradu, II. Ibidem **38**: 8—17.
- Schille, Fryderyk, 1911: Materyaly do fauny owadów krajowych. Ibidem **45**: 30—33.
- Schille, Fryderyk, 1912: Materyaly do fauny owadów krajowych II. Ibidem **46**: 124 bis 126.
- Schille, Friedrich, 1912a: Materialien zu einer Thysanopteren-(Blasenfüße) und Collembolen-Fauna Galiziens. Entom. Zeitschr. **25** (42): 225; (43): 229, 230; (44): 232, 233; (45): 236, 237; (46): 240—242; (47): 244—246.
- Schliephake, Gert, 1961: Beiträge zur Biologie der Thysanopteren der Luzerne (*Medicago sativa* L.). Beiträge zur Entomol. **11** (5/6): 576—593.
- Schliephake, Gert, 1964: Eine thysanopterologische-faunistische Studie vom Darß (Norddeutschland-Ostsee). Faunist. Abhandl. St. Mus. Tierkunde, Dresden, Heft 4: 155—157.
- Schober, H., 1959: Biologische und ökologische Untersuchungen an Grasmonokulturen. Zeitschr. angew. Zoologie, **46** (4): 401—455.
- Schtscherbakow, Th. S., 1907: Beitrag zur Kenntnis der Thysanopteren Mittelrußlands. Zool. Anz. **31**: 911—914.
- Schtscherbakow (Stsherbakov), Th., 1913: Sametki po faune uchwertok (Dermaptera), tripsow (Thysanoptera) i sättschatokrölöch (Neuroptera) rossijskoi Imperii. Revue Russe d'Entom. **13** (3/4): 462—466.
- Sharga, U. S., 1933: On the internal Anatomy of some Thysanoptera. Trans. Entom. Soc. London **81** (2): 185—204.
- Sochadse, M. K., 1958: Materialö k wertikalno-sonalnomu raspredeleniju tripsow w wostotschnoi Grusii. Trudö instituta zoologii Ak. nauk GSSR **16**: 267—290.
- Speyer, E. R., and Parr, W. J., 1941: The external Structure of some Thysanopterous Larvae. Trans. R. Entom. Soc. London **91** (11): 559—635.
- Speyer, E. R., 1951: *Gladiolus* Thrips (*Taeniothrips simplex* Mor.) in England. Proc. R. Entomol. Soc. London **20** (5/6): 53—62. (Serie B).
- Steele, H. Vevers, 1935: Thrips Investigation: Some common Thysanoptera in Australia. Commonwealth of Australia, Council f. Scientific and Industrial Research, Pamphl. 54, p. 1—59.
- Steinweden, John B., 1933: Key to all known species of the genus *Taeniothrips* AMYOT and SERVILE (Thysanoptera, Thripidae). Trans. Amer. Entom. Soc. **59**: 269—293.
- Strassen, Richard zur, 1960: Catalogue of the known species of South African Thysanoptera. Journ. Ent. Soc. S. Africa **23** (2): 321—367.
- Strassen, Richard zur, 1964: Eine Thrips-Ausbeute von den Flachmooren Estlands, mit einer Neubeschreibung (Ins. Thysanoptera). Eesti NSV Teaduste Akadeemia, Biol. Seeria, Toimetised, **13** (1): 55—73.
- Struve, Richard, 1939: Weitere Beiträge zur Fauna der Nordseeinsel Borkum. Abh. Nat. Verein Bremen **31**: 818—834.
- Tanskij, W. I., 1961: Formirowaniye Faunö tripsow (Thysanoptera) na posewach pschenizö na nowöch semljach w sewernom Kasachstane. Revue d'Entomol. URSS **40** (4): 785—793.
- Tarbinskij, S. P., 1948: Thysanoptera in: Opredelitelj nasekomöch jewropeiskoi tschasti SSSR, p. 136—150.
- Tepper, J. G. O., 1906: Thrips and their habits. Garden and Field.
- Thompson, W. R., 1950: A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Ottawa, Commonwealth Bureau of Biolog. Control, p. 24, 25.
- Titschack, Erich, 1928: Die Flöhe und Fransenflügler der näheren und weiteren Umgebung Hamburgs. Verh. Ver. naturw. Unterhaltung Hamburg **20**: 18—30.
- Titschack, Erich, 1942: Thysanoptera I. *Bombus* **1** (21, 22): 89—94.

- Titschack, Erich, 1952: Thysanoptera VIII. Neufunde. *Bombus* **1** (74/75): 320.
- Titschack, E., 1956: Thysanoptera XIV. Taeniothrips Hildeae nov. spec. *Bombus* **1** (92—94): 385—392.
- Titschack, E., 1957: Thysanoptera XVI: Neufunde aus unserem faunistischen Arbeitsgebiet. *Bombus* **1** (97/98): 407—410.
- Titschack, Erich, 1957a: Thysanopterenfänge in Giengen (Brenz), Württemberg. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg* **112** (1): 264—281.
- Titschack, E., 1960: Wie läßt sich das entomologische Spezialistentum fördern und beleben? *Entom. Zeitschr.* **70** (4/5): 33—51.
- Trybom, Filip, 1899: Blåsfotingar (Physapoder) såsom skadedjur på Sockerärter. *Entomol. Tidskrift* **20** (4): 267—277.
- Tümpel, R., 1901, 1907 (Neue billige Lieferungsausgabe), 1922 (2. unveränderte Auflage): Die Geradflügler Mitteleuropas. IV. Teil. Physopoda, Thysanoptera. p. 278 bis 298, Tafel XXIII. Eisenach, Gotha.
- Tullgren, Alb., 1917: Dr Filip Tryboms efterlämnade faunistika anteckningar om svenska Thysanoptera. *Entom. Tidskr.* **38** (1): 33—61.
- Uzel, Heinrich, 1895: Monographie der Ordnung Thysanoptera, p. 1—468.
- Weitmeier, Herbert, 1956: Zur Ökologie der Thysanopteren Frankens. *Deutsche Entom. Zeitschr. N. F.* **3** (5): 285—330.
- Wetzel, Th., 1962: Zur Frage des Auftretens und der Bedeutung von Blasenfüßen an Futtergräsern. *Schrift. Reihe Karl-Marx-Univ. Leipzig*, Heft 8, p. 53—70.
- Wetzel, Theo, 1963: Zur Frage der Überwinterung der Gräser-Thysanopteren. *Z. angew. Entom.* **51** (4): 429—441.
- Wetzel, Theo, 1964: Untersuchungen zur Lebensweise der Gräser-Thysanopteren. *Wiss. Zeitschr. Karl-Marx-Univers. Leipzig* **13** (1): 89—103.
- Wetzel, Theo, 1964a: Untersuchungen zum Auftreten, zur Schadwirkung und zur Bekämpfung von Thysanopteren. *Beiträge zur Entomol.* **14** (3/4): 427—500.
- Williams, C. B., 1915: The pea Thrips (*Kakothrips robustus*). *Ann. appl. Biolog. (Cambridge)* **1** (3/4): 222—246.
- Williams, C. B., 1916: Biological and systematic Notes on British Thysanoptera. *The Entomologist* **49**: 221—227, 243—245, 275—284.
- Yakhontov, W. W., 1950: Pusörenogie ili tripsö. — Thysanoptera. In: *Shiwoťnő mir. SSSR*, **3**: 421—432.
- Yakhontov, W. W., 1955: Otrjad Thysanoptera — Pusörenogie ili tripsö. In: *Wrediteli lesa* **2**: 886—897.
- Yakhontov, W. W., 1964: Otrjad Thysanoptera (Physopoda) Bachromtschatokrölője, pusörenogie ili tripsö. In: *Opredelitelj nasekomőch jewropeiskoi tschasti SSSR*. **1**: 846—874.
- Zawirska, Irena, 1960: Fauna Thysanoptera na lnie. *Biuletyn Instytutu ochrony roślin* **10**: 69—75.

Abgeschlossen, Hamburg, den 1. 3. 1965.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erich Titschack, 2 Hamburg 26, Jordanstraße 13.





4

BOUND 1970-71





3 2044 114 198 153

**Date Due**

--	--

